

GEOLOGIA

Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistoceno Ibérico (*U. deningeri* Von Reichenau, *U. spelaeus* Rosenmüller-Heinroth, *U. arctos* Linneo): II. Estudio anatómico y métrico de la mandíbula, hioides atlas y axis.

Por TRINIDAD DE TORRES PEREZ HIDALGO (*)

RESUMEN

En este trabajo se analizan los aspectos morfológicos y métricos de la mandíbula, hioides, atlas y axis de los grandes osos del Pleistoceno de la Península Ibérica.

La mandíbula, como el cráneo, refleja los importantes cambios de origen biomecánico que se produjeron en la línea evolutiva *U. etruscus*-*U. deningeri*-*U. spelaeus*. La mandíbula de *U. etruscus* tiene características ancestrales: *ramus ascendens* inclinado hacia atrás, rama horizontal con pequeñas dimensiones transversales y verticales. Cóndilo con pequeño desarrollo vertical. Fórmula dentaria usualmente completa.

La mandíbula de *U. spelaeus* representa el otro extremo de la línea evolutiva: *ramus ascendens* vertical, rama horizontal más alta y gruesa, cóndilo con mayor diámetro vertical. Los tres primeros premolares están ausentes.

U. deningeri representa el estadio intermedio: la rama horizontal tiene dimensiones transversales y verticales modestas y el *ramus ascendens* se sigue inclinando hacia atrás. Usualmente falta el segundo premolar. La mandíbula de *U. arctos* mantiene, aunque aumentadas, las principales características de la de su ancestro *U. etruscus*; el segundo premolar falta siempre.

Atlas y axis reflejan los importantes cambios morfológicos que tuvieron lugar en el cráneo del oso de las cavernas: importante aumento de sus diámetros dorsoventrales y desplazamiento hacia atrás de sus centros de gravedad.

ABSTRACT

Morphological and metrical aspects of the jaw, hioides, atlas and axis vertebrae will be the matter of this paper.

The mandible, as the skull, reflects biomechanical origin changes, that took place in the *U. etruscus*-*U. deningeri*-*U. spelaeus* evolutive lines. The *U. etruscus* mandible has ancestral features: *ramus ascendens* dipping backwards, horizontal branch with reduced vertical and, mainly, transversal dimensions. The condyle has small vertical development; the dental formula usually is complet.

The *U. spelaeus* mandible represents the other side of this evolutive line: vertical *ramus ascendens* and horizontal branch with vertical al transversal dimensions enormously enlarged. The condyle has bigger vertical diameter. The first three premolar are absent.

U. deningeri represents an intermediate evolutive state: horizontal branch with relative small transversal and vertical development, the *ramus ascendens* dips backwards. Usually the second premolar is absent. The brown bear jaw keeps, slightly enlarged, the main characteristics of its ancestor *U. etruscus*, but the second premolar is absent.

Atlas and axis reflect the important morphological changes that took place at the cave bear skull: there is an important increase of the dorso-ventral diameter of the vertebrae and its gravity center moved backwards.

2. INTRODUCCION

En este artículo, segundo, de un total de seis, de la versión resumida de la tesis doctoral del autor, TORRES (1984), se tratan fundamentalmente

los aspectos métricos y anatómicos de las mandíbulas de los grandes osos del Pleistoceno ibérico. La mandíbula es una parte del esqueleto de enorme importancia en el análisis de las distintas especies de osos, probablemente de menor expresividad anatómica que el cráneo, pero dada su con-

figuración estructural, resultan más fáciles de preservar, de forma que pueda contarse con muestras relativamente mayores, que permiten analizar los cambios estructurales que acompañan a los que tienen lugar en el cráneo por efectos de la mecánica de masticación; también son muy útiles a la hora de analizar aspectos como el dimorfismo sexual y la reducción de la fórmula dentaria.

En este artículo se realiza también una somera descripción del aparato hioideo, así como de las dos primeras vértebras, atlas y axis, en las que su disposición morfológica refleja los cambios derivados del enorme desarrollo del cráneo en las especies espéleas: *U. deningeri* y *U. spelaeus*.

Obras generales sobre estas porciones del esqueleto son las constituidas por los trabajos de: COU-TURIER (1953), CRUSAFONT, CRUSAFONT y TRUYOLS (1956, 1957), DIDIER (1938), ERDBRINK (1967), FRIANT (1952) y TORRES (1978).

2.1. Mandíbula

La mandíbula es el hueso más ancho de la cara, sirve de soporte para los dientes inferiores, articulando sus cóndilos con la región postglenoidea de la porción escamosa del hueso temporal del cráneo.

Para su descripción anatómica puede dividirse en dos regiones claramente definidas: el cuerpo y las ramas (fig. 2.1). El cuerpo constituye la parte anterior de la mandíbula y alberga los seis incisivos, su cara mentoniana corresponde al labio inferior, es convexa y en su centro se marca un surco más o menos sinuoso que define la posición de la sínfisis mandibular. La cara lingual del cuerpo de la mandíbula es lisa y marcadamente cóncava. La región alveolar es plana, posee seis alvéolos para los incisivos, tres para cada lado, estrechos (transversalmente) y con bastante desarrollo anteroposterior, sus dimensiones varían escalonadamente desde el primero, que es el menor, al último; generalmente estos alvéolos no se encuentran alineados, el correspondiente al segundo incisivo se sitúa un poco más retrasado que los otros dos.

A partir del cuerpo de la mandíbula, se desarrollan las dos ramas, hacia atrás y hacia fuera, divergiendo marcadamente y determinando entre ellas el espacio mandibular. Cada rama termina en el cóndilo, cuerpo más o menos cilíndrico orien-

tado oblicuamente. De cada rama mandibular se pueden considerar dos porciones claramente definidas: la porción horizontal y la porción vertical.

El borde superior de la rama horizontal, prácticamente comienza en el alvéolo del canino, que posee un contorno elíptico con su eje mayor orientado en la dirección de la mandíbula. Tras este alvéolo hasta el cuarto premolar, el borde superior es agudo y suavemente cóncavo, en sentido vertical y latero-externo, constituye el diastema. Dependiendo de la especie, o incluso del individuo objeto de estudio, los tres premolares anteriores pueden estar presentes o no; el primero inmediatamente tras el canino, el segundo hacia el centro del diastema y el tercero delante del cuarto premolar. Debido a la variabilidad de este carácter, se referirá como diastema la región comprendida entre el borde posterior del canino y el anterior del cuarto premolar, que, ocasionalmente, puede quedar interrumpido por el alvéolo, casi circular, de alguno de los tres primeros premolares. Tras el diastema, la cara superior de la porción horizon-

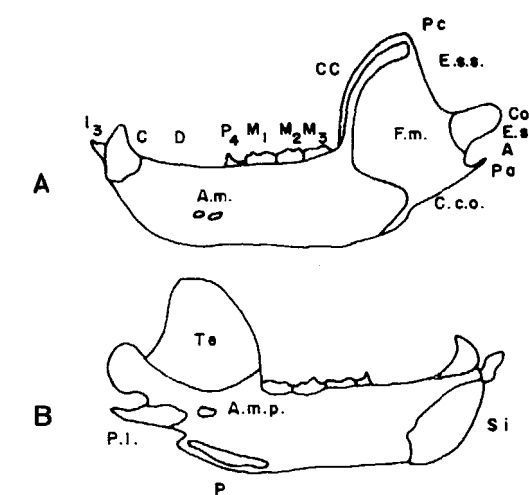


Figura 2.1.—Zonas de interés anatómico en la mandíbula. (A) cara externa: I₃, tercer incisivo inferior; C, canino; P₄, cuarto premolar; M₁, M₂, M₃, molares inferiores; D, diastema; A.m., agujeros mandibulares; C.c., cresta coronoidea; P.c., proceso coronoideo; F.m., fosa maseterica; C.c.o., cresta condiloidea; F.m., fosa maseterica; E.s.s., escotadura semilunar superior; Co, cóndilo; E.s.i., escotadura semilunar inferior; Pa, proceso angular. (B) cara interna: Te, área de inserción del temporal; A.m.p., agujero mandibular posterior; P.L., área de inserción del pterigoide lateral; P, área de inserción del pterigoide interno; Si, sínfisis.

(*) Empresa Nacional ADARO de Investigaciones Mineras, S. A.

tal de la mandíbula se ensancha notablemente, apareciendo tres doubles alvéolos, correspondientes al cuarto premolar y dos primeros molares, así como un gran alvéolo que corresponde al tercero y último molar. El ensanchamiento de esta zona es progresivo de delante a atrás y de cada par de alvéolos el anterior es el menor. En animales jóvenes, parte de esta zona, en general la correspondiente al tercer molar, se coloca internamente respecto a la rama ascendente. Inmediatamente detrás del tercer molar, el borde superior del hueso se levanta bruscamente proyectándose, en forma más o menos marcada, hacia atrás, depende de la especie, a la vez que se adelgaza progresivamente en sentido transversal. La base de esta zona constituye los límites anterior y superior de la rama vertical, determinando el origen de la cresta coronoidea. En la parte ms elevada se sitúa el proceso coronoideo; visto lateralmente este borde es suavemente cóncavo.

El borde inferior de la mandíbula (borde ventral), visto lateralmente, muestra una zona anterior suavemente cóncava, seguida de otra zona decididamente convexa que termina en una pequeña apófisis que marca el límite posterior del área de inserción del pterigoide interno. Detrás de esta pequeña apófisis, el borde inferior se levanta, produciendo una línea cóncavo-convexa que va a morir al extremo posterior del proceso angular. Si este borde inferior se observa ventralmente, hasta el final de la zona de inserción del pterigoide interno, está formado por una arista continua, más o menos redondeada según la especie; tras la apófisis de la inserción del pterigoide interno se ensancha notablemente, para adelgazarse en la zona del proceso angular. La porción externa de esta zona es, prácticamente, horizontal mientras que la parte interna se inclina marcadamente hacia abajo y hacia dentro.

El borde posterior de la mandíbula es topográficamente muy complejo. Visto lateralmente consta de las siguientes zonas: la escotadura mandibular superior, que puede ser cóncava o recta, según las especies. Esta escotadura está limitada por arriba por el proceso coronoideo y por debajo por el cóndilo mandibular, que, si se observa en norma externa presenta una forma cónico-irregular con su vértice en el borde superior; en norma interna es subcilíndrico. El cóndilo se emplaza en una posición oblicua respecto al plano anteroposterior de la mandíbula, ya que se inclina marcadamente de fuera a dentro y de arriba a abajo.

En realidad se emplaza en posición prácticamente perpendicular al eje de simetría del espacio mandibular. Bajo el cóndilo se observa la escotadura mandibular inferior, que es fuertemente cóncava, está limitada por debajo por el proceso angular: pequeña apófisis curvada hacia dentro y hacia arriba que se desarrolla casi hasta la vertical del borde posterior del cóndilo. Esta última característica es fuertemente variable incluso a nivel intraespecífico.

Si se observa el borde posterior de la mandíbula, norma posterior, arriba aparece la fina arista del borde libre de la escotadura mandibular superior, que se ensancha levemente de arriba a abajo, hasta la vecindad del cóndilo donde lo hace marcadamente. Luego aparece el borde superior del cóndilo, recto y horizontal, seguido del borde inferior, que es recto y corre horizontalmente en su mitad interna, siendo oblicuo, de abajo hacia arriba, pero conservando un perfil rectilíneo en el resto. Bajo el cóndilo se observa la escotadura mandibular inferior, ancha bajo el cóndilo para, estrechándose rápidamente, dar una arista que se desplaza hacia la parte interna del hueso, luego vuelve a proyectarse constituyendo el vértice del proceso angular.

La cara externa de la rama mandibular comienza por una zona marcadamente convexa, corresponde al cuerpo de la mandíbula, que en su parte más anterior termina en una línea regularmente convexa: la línea sinfisaria. Más o menos a un tercio de la altura de la mandíbula, y aproximadamente entre el canino y el tercer incisivo, aparece un agujero nutricio, a veces duplicado, que conecta con un canal que se dirige hacia dentro y hacia abajo. Su porción horizontal es prácticamente plana o suavemente convexa, aunque en las cercanías del borde ventral de la mandíbula y aproximadamente desde la vertical del borde anterior del segundo molar, presenta un suave y amplio surco que se pierde bajo la cresta condiloidea; la regularidad de esta superficie está interrumpida bajo todo el diastema, donde aparece una concavidad alargada, bajo los molariformes (1); esta superficie se inclina hacia dentro, de tal forma que en esta zona disminuye el espesor de la mandíbula. En la parte más anterior de la rama mandibular, entre el diastema y la parte anterior del cuarto

(1) Por similitud con la serie dental superior, también se denominará molariformes al conjunto P_4-M_3 , aunque la molarización del P_4 es discutible.

premolar entre la mitad y el tercio inferior de la altura de la mandíbula, se sitúan los agujeros mentonianos, más o menos alineados, en número que oscila entre uno y cuatro. Lo más habitual es que sean dos o tres, de dimensiones variables y perfil elíptico, con su eje mayor orientado en sentido anteroposterior.

Los dos tercios de la cara mandibular externa situada tras el último molar, están ocupados por la gran fosa masetéica, profunda depresión de contorno triangular. Su borde anterior es fuertemente convexo, marcado por una fuerte ceja ósea, sobre la cual se sitúa una fina lámina, la cresta coronoidea. El borde posterior se adapta a la forma de la escotadura mandibular superior, recto o cóncavo. El lado inferior, más difuso, es cóncavo, podría considerarse como prolongación de la cresta condiloidea. Sobre el vértice superior se sitúa una zona aplanada, que es la más prominente de la mandíbula, prolongación de la cresta coronoidea: se trata del proceso coronoideo. Sobre la morfología y profundidad de la fosa masetéica poco puede decirse aparte de los rasgos generales que he apuntado, ya que es muy variable según la especie. En general, el área más deprimida se sitúa en la vecindad del ángulo anteroinferior. Esta fosa masetéica está surcada por pequeñas líneas rugosas que sirven de inserción al masetero, cuyo número y relieve varía con la edad y robustez del ejemplar. Como ya se ha indicado anteriormente, el borde inferior de la fosa masetéica es el peor definido de los tres que la limitan; simplemente aparece una zona bajo la fosa masetéica que no posee rugosidades, se proyecta fuertemente hacia abajo y hacia fuera, para acabar en el límite inferior del proceso angular, el cual, a veces, está marcado por una arista prominente en el borde inferior de la mandíbula bajo la fosa masetéica.

Si, finalmente, se observa la cara interna de la mandíbula, en su región anterior se aprecia un área rugosa con una serie de protuberancias y depresiones: la cara sinfisaria. En los osos, las dos mitades de la mandíbula no se fusionan totalmente, de forma que existe una sínfisis permanente. El oblicuo borde posterior de la cara sinfisaria está interrumpido en su centro por una zona deprimida y lisa que podría asimilarse a la fosa para la inserción del músculo geniohioideo. La cara sinfisaria se sitúa en la mitad anterior de un área prominente de contorno más bien elíptico, que se difumina y pierde relieve hacia su vértice poste-

rior sobre el borde ventral de la mandíbula, más o menos bajo el cuarto premolar. El resto de la rama horizontal de la mandíbula se sitúa en un plano más externo. A excepción del área prominente, situada en el borde anterior de la cara interna, el resto es bastante plano, a excepción de una zona más hundida bajo los molares. En la región posterior de la cara y más o menos hacia la mitad de la altura de la rama horizontal, hay un profundo agujero, con un borde anterior cóncavo muy definido que da una aguda y fina ceja ósea, es el agujero mandibular posterior. Bajo él y sobre el borde ventral de la cara hay un área rugosa, que a veces se prolonga dando una pequeña apófisis que sobresale del contorno general del borde ventral: es el área de inserción del pterigoide interno. La región opuesta a la fosa masetéica es plana, con un reborde anterior rugoso en el que se inserta el músculo temporal. El proceso angular muestra una fuerte arista curvada hacia arriba, en la que se inserta el pterigoide lateral.

Se ha tenido ocasión de estudiar un gran número de mandíbulas de *Ursus spelaeus*. De *Ursus deningeri* tres excepcionalmente completas, procedentes de Cueva Mayor, de la Colección Villalta, dos procedentes de la Cueva de Santa Isabel, dos fragmentos que sólo incluyen la rama vertical, procedentes de la Cueva Nueva I, y dos mandíbulas procedentes de Lezeixiki. También se ha estudiado una colección relativamente amplia de mandíbulas de *Ursus etruscus*, veinte, aunque su estado de conservación es, a veces, muy precario. De las veinte, sólo diez permiten observaciones anatómicas fiables. De *Ursus arctos* se ha estudiado un número apreciable de mandíbulas, al que hay que añadir el gran número de mandíbulas de subespecies americanas de oso pardo (*U.a. gyas*, *U.a. middendorfi*, y *U.a. horribilis*), que se revisaron en el American Museum of Natural History.

Antes de entrar en una discusión sobre las diferencias anatómicas de detalle existentes entre las mandíbulas de las cuatro especies, se estudiarán las diferencias morfológicas generales.

Con el fin de comparar los perfiles mandibulares, obviando las posibles diferencias intraespecíficas, debidas a la influencia de: edad, talla y sexo, se empleó un sistema de coordenadas relativas, TORRES (1978), inspirado en el método de coordenadas deformadas empleado por CRUSAFONT (1956) y TRUYOLS para el estudio de los dientes de castóridos. Este sistema transforma todas las mandíbulas

a una misma longitud; al quedar igualadas en tamaño, pueden separarse claramente aspectos morfológicos relativos a la robustez. El perfil mandibular lo definen totalmente (fig. 2.2).

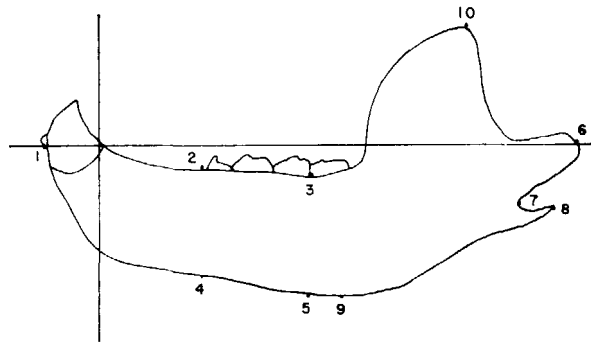


Figura 2.2.—Puntos que definen el contorno mandibular.

1. En la zona sinfisaria, el punto más anterior de la región incisiva.
2. En la tabla alveolar de la rama horizontal el punto más anterior del cuarto premolar, sobre el diastema.
3. El borde posterior del alvéolo del segundo molar.
4. En el borde inferior de la mandíbula, la intersección con una perpendicular trazada desde el borde anterior del alvéolo del cuarto premolar.
5. En el borde inferior de la mandíbula, su intersección con la perpendicular trazada desde el borde inferior del alvéolo del segundo molar.
6. El punto más posterior del cóndilo mandibular.
7. El punto más anterior de la escotadura inferior.
8. El vértice de la apófisis angular (proceso angular).
9. El punto más bajo del borde inferior de la mandíbula.
10. El punto más elevado de la mandíbula, apófisis coronoidea.

Los puntos fueron referidos a un sistema de ejes y origen de referencia: eje horizontal, la línea que pasa por el punto más posterior del alvéolo del canino y por el centro del cóndilo; origen de coordenadas, el punto más posterior del alvéolo del canino y eje vertical la normal al eje horizontal en el origen de coordenadas.

De la figura 2.3, en la que aparecen en coordenadas relativas los puntos del perfil mandibular, se desprenden las siguientes observaciones: la distancia entre el borde posterior del canino y el punto más anterior de la sínfisis, punto 1, es homogénea en las tres especies consideradas, siendo imposible realizar una separación a partir de esta magnitud. En *Ursus spelaeus* esta distancia muestra un rango de variación más elevado que en las otras tres especies, aunque el mayor tamaño de la muestra podría justificar que los valores extremos estén mejor representados.

La longitud relativa del diastema, representado por la distancia entre los puntos 0 y 2 es también poco significativa. En general se agrupan los puntos de forma muy consistente, salvo la excepción presentada en numerosos ejemplares, procedentes en la Cueva del Reguerillo, en que los puntos representativos del extremo posterior del diastema, punto 2, se adelantarán. Este fenómeno más que como alguna diferencia significativa, podría corresponderse con una alometría, existente en la longitud del diastema, a lo largo del período de crecimiento de la mandíbula, lo cual corresponde excelentemente con lo observado en la zona del hocico, que fue tratado al estudiar el cráneo.

No se aprecian diferencias notables en la longitud relativa de la serie de molariformes de las cuatro especies, distancia comprendida entre los puntos 2 y 3, aunque el mayor tamaño de las piezas dentarias de *Ursus spelaeus* podría sugerir lo contrario, puede incluso observarse en el gráfico que, en general, los puntos correspondientes a la mandíbula de *Ursus spelaeus* tienden a colocarse en posición algo más adelantada que los correspondientes a las otras tres especies, con la salvedad importante de que en esta distancia no se contempla la longitud del tercer molar inferior, el cual está sobredesarrollado en *Ursus spelaeus*, contribuyendo en forma importante a la longitud de molariformes.

La posición relativa del cóndilo indicada por el punto 6, no indica sino una diferencia entre las

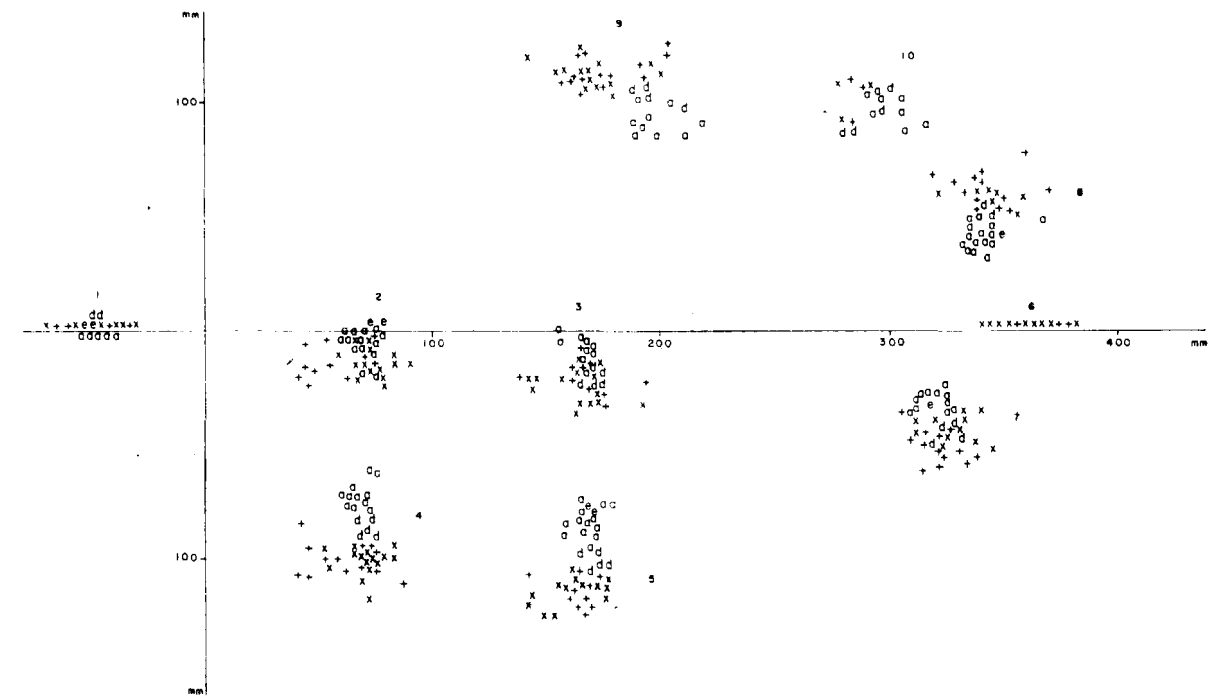


Figura 2.3.—Representación en coordenadas relativas de los puntos que definen en contorno mandibular.

cuatro especies, aunque el rango de variación es mayor en *Ursus spelaeus*, probablemente este hecho pueda deberse a una influencia del tamaño de la muestra.

La altura relativa de la rama mandibular, en el borde del cuarto premolar (punto 4), y en el borde posterior del segundo molar (punto 5), muestra curiosas e importantes diferencias. Se observa una gradación notable en la altura, que es, en orden decreciente, como sigue: *Ursus spelaeus*, *Ursus deningeri* y *Ursus arctos-Ursus etruscus*. Esto pone, gráficamente, de manifiesto la evolución de la mandíbula, que desde las formas gráciles del *Ursus etruscus*, evolucionan a una forma intermedia, representada por *Ursus deningeri*. Finalmente, aparecen las formas masivas y extraordinariamente robustas de *Ursus spelaeus*.

De igual forma se observa la misma gradación de robustez en la agrupación de puntos que presenta la máxima altura de la mandíbula, punto 9. Se ha abatido hacia arriba para mayor claridad. *Ursus spelaeus* es el más robusto, siguiendo *Ursus deningeri*; finalmente se sitúa *Ursus arctos*. Además, se observa que mientras que en *Ursus spelaeus* la zona de mayor altura mandibular se al-

canza, prácticamente, bajo el segundo molar, con lo que la agrupación de estos puntos se superpone a la correspondiente para el punto 5, en las demás especies la máxima altura aparece situada en una zona retrasada, bajo el tercer molar.

En las dos agrupaciones de puntos, que representa el punto más anterior de la escotadura mandibular inferior y el vértice del proceso angular, no se aprecia ninguna zonación importante, salvo que también se refleja la menor altura mandibular, estando más próximos al eje de abscisas los puntos correspondientes a *Ursus arctos-Ursus etruscus*. Los correspondientes a mandíbulas de *Ursus deningeri* se sitúan en una posición intermedia, estando más alejados los correspondientes a mandíbulas de *Ursus spelaeus*.

La agrupación de puntos que marca la posición del punto más elevado de la rama ascendente de la mandíbula, presenta una disposición interesante: los correspondientes a mandíbulas de *Ursus spelaeus* se sitúan en una posición mucho más adelantada a como lo hacen en las otras tres especies. La explicación del origen anatómico de este fenómeno será tratada a continuación al hablar de

la comparación de los aspectos anatómicos de detalle.

A continuación se tratará de las diferencias que he podido localizar en aspectos anatómicos de detalle, así como las relaciones de estos aspectos morfológicos con la biomecánica de la masticación en las mandíbulas de *Ursus etruscus* (fig. 2.4), *Ursus deningeri* (figs. 2.5 y 2.6), *Ursus spelaeus* (figura 2.7) y *Ursus arctos* (figs. 2.8 y 2.9).

Al igual que en el cráneo, en la mandíbula pueden apreciarse numerosos cambios morfológicos, relacionados con la edad del animal. Esto se observa especialmente en las mandíbulas de *Ursus spelaeus*, lo cual se debe simplemente al hecho de que están mejor representadas las poblaciones. Se ha podido constatar que las inserciones musculares se hacen más extensas y muestran mayor relieve en los animales viejos: la cresta coronoidea se desarrolla más, el surco que aparece en la cara externa de la rama horizontal se marca mucho más, y que la curvatura externa se «aplana» con la edad. En otras palabras, mientras que en ejemplares subadultos sólo se presenta plana la mitad inferior de la cara externa de la rama horizontal y la mitad superior se inclina hacia dentro, en los ejemplares adultos la zona plana se extiende mucho más hacia arriba; por ello la máxima anchura transversal de la mandíbula entre el segundo y tercer molar, en las mandíbulas de animales

jóvenes se alcanza hacia la mitad de la altura de la rama horizontal, mientras que en ejemplares adultos se sitúa casi inmediatamente bajo los molares.

El mayor desarrollo de la cresta coronoidea produce una mayor depresión en el ángulo infero-anterior de la fosa del temporal.

Según CRUSAFONT y TRUYOLS (1957), en la tabla dentaria de un fisípedo pueden distinguirse tres regiones claramente diferenciadas, en función de la labor que realizan durante el proceso de masticación. Una zona punzante, que va desde el vértice del canino al protocónido del cuarto premolar, una zona cortante, desde el protocónido del cuarto premolar al protocónido del primer molar, y un área triturante, que va desde el protocónido del primer molar al borde posterior del tercer molar. En los osos, en los que la función triturante es primordial debido a sus hábitos omnívoros, sobre todo en *Ursus spelaeus*, se produce un sobre-desarrollo de la zona triturante; esto explica el alargamiento del último molar en esta especie.

Si se observa la serie dental inferior en norma oclusal, procurando mantener la mandíbula en una verticalidad absoluta, el borde lingual de la serie de molariformes sobrepasa el borde de la mandíbula que lo soporta ocultándolo. Por el contrario, el borde labial de la serie de molariformes sobre-

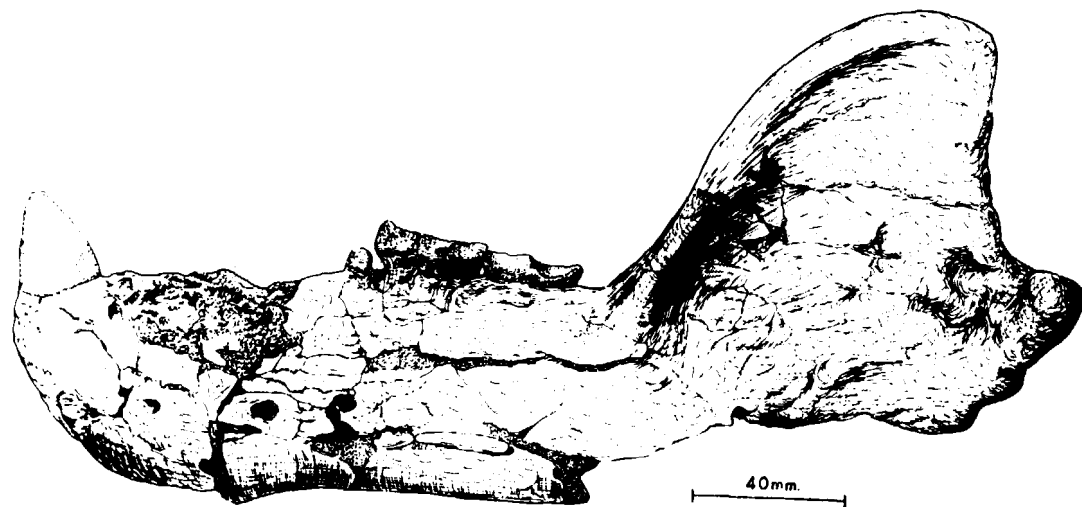


Figura 2.4.—Mandíbula (sin.) de *Ursus etruscus*, CUV. de Val d'Arno.

pasa el borde superior de la rama horizontal que lo soporta, sólo hasta, más o menos, el talónido del primer molar, a partir del cual ya sobresale el borde superior interno de la rama horizontal respecto a la serie de molariformes. Bajo el talónido del primer molar sobresale ligeramente, haciéndolo más fuertemente y con mayor regularidad bajo el segundo y tercer molares. Es decir, en términos de mecánica, se ha dotado a la parte de la dentición que más trabaja, de un soporte notablemente robustecido. Si se comparan exclusivamente individuos adultos, en *Ursus etruscus* la mandíbula, aunque sobresale respecto a la serie molariforme lo hace discretamente; en *Ursus arctos* ocurre prácticamente lo mismo, además la zona del borde superior interno de la mandíbula

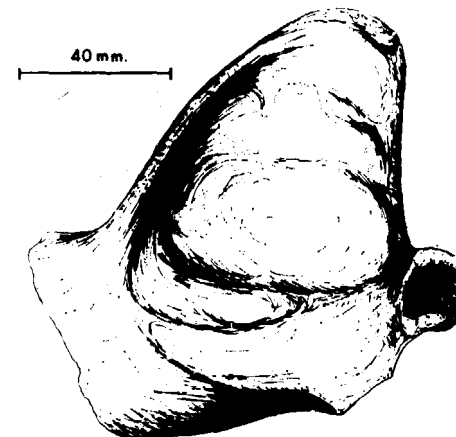


Figura 2.5.—Mandíbula (sin.) de *Ursus deningeri* V. REICH. de Cueva Nueva II (NV).

que se proyecta hacia fuera se localiza básicamente bajo el tercer molar, aunque se sigue claramente hasta el talónido del primer molar; en *Ursus deningeri* ya se nota una evolución importante, ya que sobresale fuertemente bajo el tercero y segundo molar, pudiéndose seguir todavía bajo el talónido del primer molar. Es, finalmente, en la mandíbula de *Ursus spelaeus* donde esta zona alcanza su mayor dimensión, ya que tiene un notable desarrollo desde el talónido del primer molar hasta el borde posterior del tercer molar. En definitiva, cuanto menos carnívora es la dentición de una especie, cuyo máximo exponente sería *Ursus spelaeus*, la mandíbula se desarrolla robusteciéndose, con el fin de poder soportar los mayores esfuer-

zos mecánicos debidos a la trituración de grandes volúmenes de alimentos. Este robustecimiento se produce en dos sentidos: uno transversal, bajo la zona triturante, descrito en los párrafos anteriores, y otro vertical, generalizado en toda la rama horizontal de la mandíbula, que se hace progresivamente más alta, tal y como quedó de manifiesto al tratar del perfil general de este hueso.

La comparación de la rama ascendente posee una importancia notable, ya que es allí donde se aplica el esfuerzo principal, constituyendo la superficie masticatoria la zona de aplicación del par resistente, el cóndilo actúa como punto de apoyo. Viniendo a constituir todo el conjunto de la mandíbula una palanca de las denominadas del primer género. El perfil general de la rama ascendente de la mandíbula de *Ursus spelaeus* es muy distinto al que presentan las mandíbulas de *Ursus etruscus*, *Ursus deningeri* y *Ursus arctos*. En *Ursus spelaeus*, todo el borde anterior de la rama ascendente, la cresta coronoidea, puede descomponerse en dos zonas, que la configuran en su conjunto como una línea quebrada: una inferior, más corta, subvertical y básicamente recta y otra de mayor longitud suavemente convexa que llega hasta el proceso coronoideo. Por el contrario, en *Ursus etruscus*, *Ursus deningeri* y *Ursus arctos*, toda la región anterior de la rama ascendente, vista lateralmente, muestra un perfil regularmente convexo. La existencia en *Ursus spelaeus* de una parte inferior de la rama ascendente muy verticalizada, origina que todo el conjunto de la rama ascendente se sitúe muy adelantado, en comparación a como lo hacen en las otras tres especies. Fenómeno que, en cierta forma, ya se puso de manifiesto al comparar el perfil mandibular con el método de las coordenadas relativas. Este adelantamiento de la rama ascendente produce una segunda alteración morfológica muy importante en la mandíbula del oso de las cavernas. El borde posterior de la rama ascendente (escotadura mandibular superior), visto lateralmente, aparece como una línea recta bastante regular que se inclina hacia atrás y hacia abajo. Por arriba enlaza abruptamente con el proceso coronoideo, haciéndolo también con brusquedad en su límite inferior con el cóndilo. Esta región en las otras tres especies, que se suponen de alimentación más carnívora, está formada por una línea regularmente cóncava, que en su parte superior enlaza bruscamente con el proceso coronoideo, haciéndolo suavemente con el cóndilo en su límite inferior. Resumiendo: dos tipos de morfo-

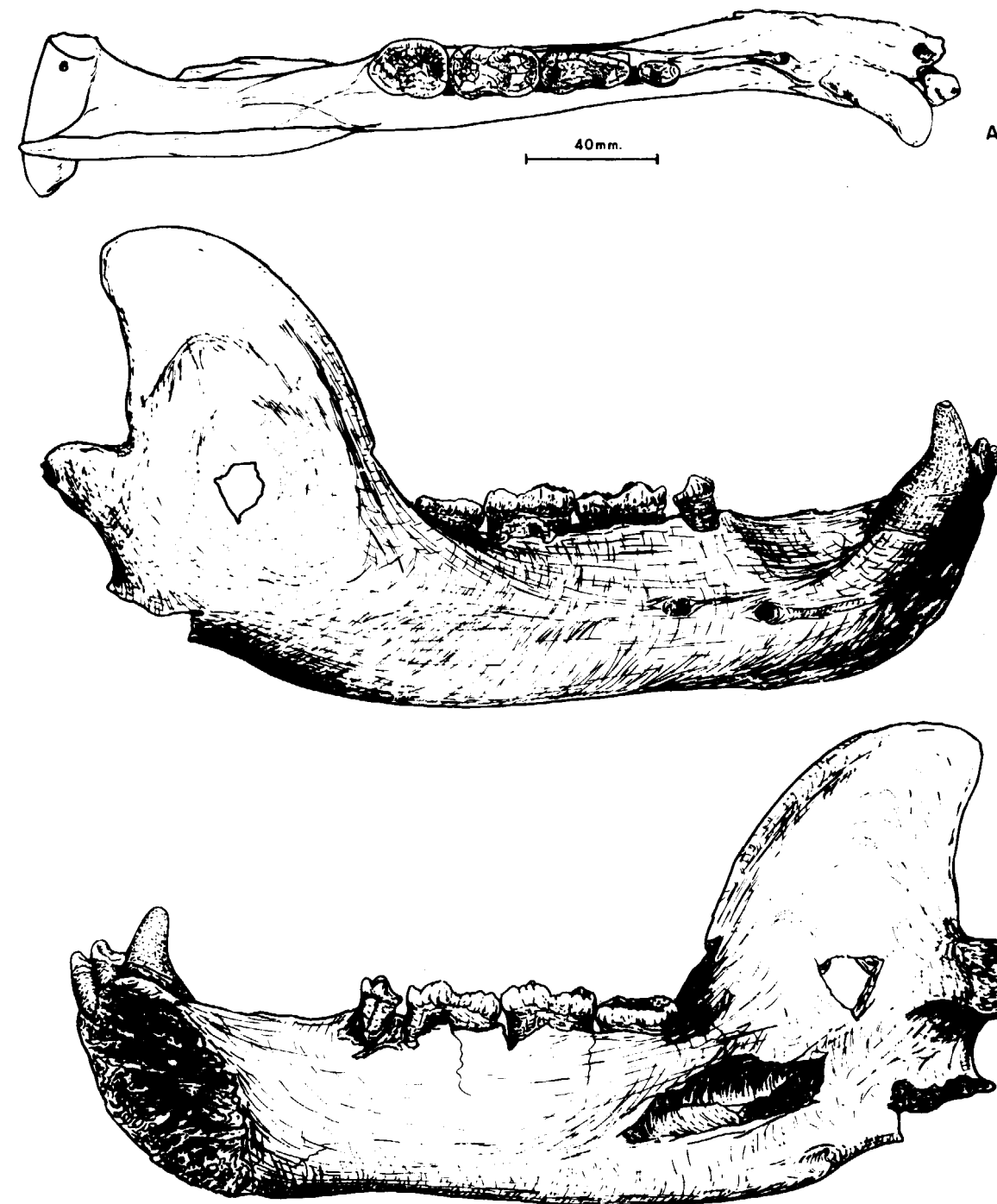


Figura 2.6.—Mandíbula (dex.) de *Ursus deningeri*, V. REICH de Cueva Mayor (B) (A) vista superior, (B) vista externa, (C) vista interna.

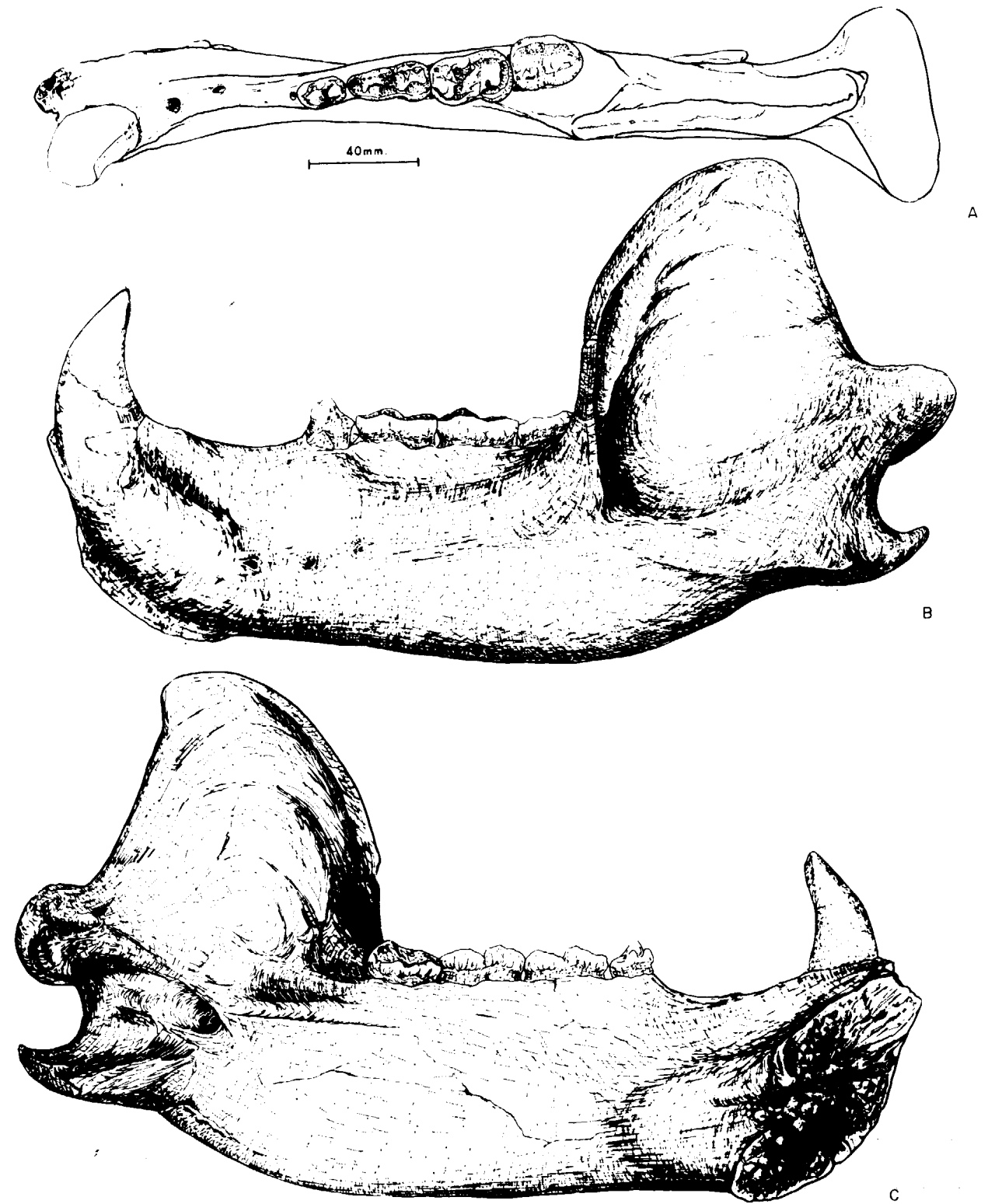


Figura 2.7.—Mandíbula (sin.) de *Ursus spelaeus*, ROS.-HEIN, macho viejo, procedente de la Cueva del Regucrillo (T) (A) vista superior, (B) vista externa, (C) vista interna.

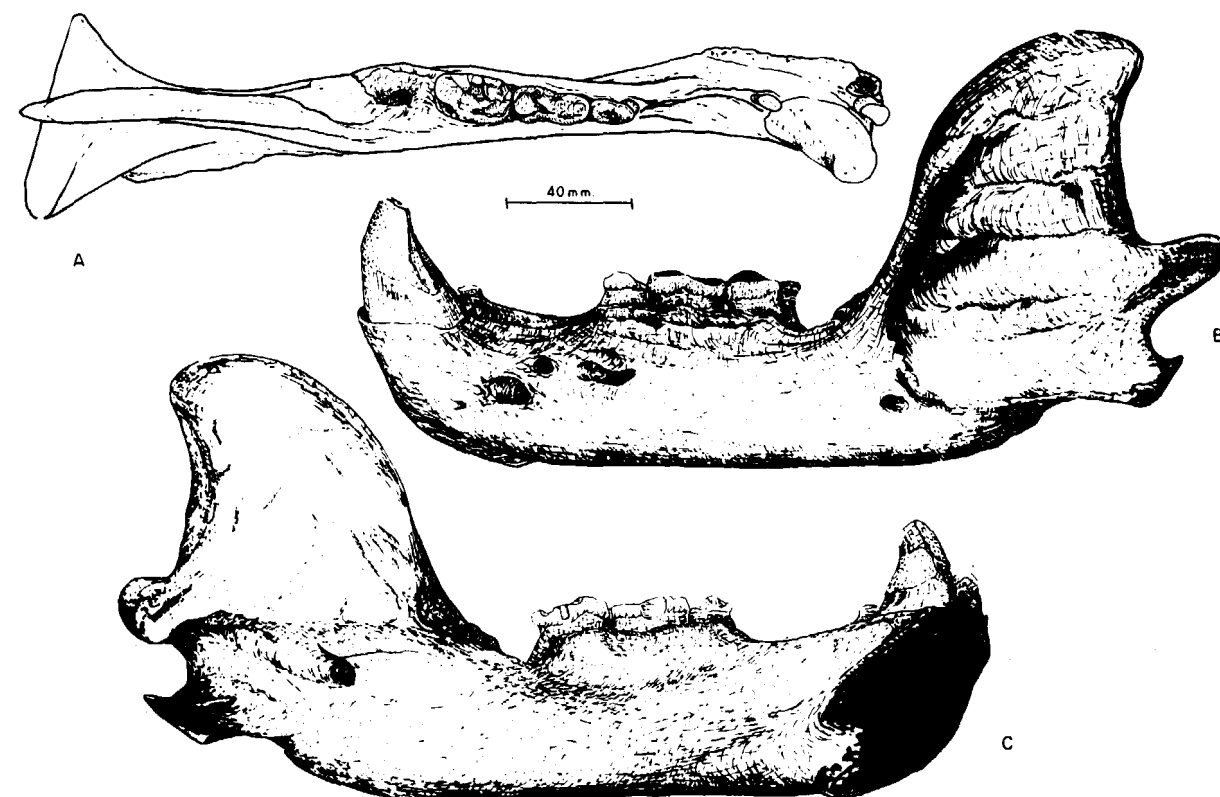


Figura 2.8.—Mandíbula (sin.) de *Ursus arctos* LIN, macho viejo, procedente de la Cueva de la Bodega (LB). (A) vista superior, (B) vista externa, (C) vista interna.

logías condicionan la existencia de dos tipos básicos de configuración de la rama ascendente mandibular, una rama ascendente relativamente angosta, fuertemente inclinada hacia atrás, que quizás favorezca los movimientos cizallantes de la mandíbula propia de las tres especies con hábitos supuestos o conocidos más carnívoros. Y en *Ursus spelaeus* una rama mandibular más adelantada y verticalizada, asociada probablemente a hábitos hipocarnívoros. Aunque sólo a nivel especulativo, podría pensarse que la mandíbula del oso de las cavernas muestra interesantes caracteres biomecánicos. El acortamiento del brazo de la palanca que, en definitiva, es lo que se produce al adelantarse la rama ascendente, redundaría posiblemente en un peor aprovechamiento del esfuerzo de los maseteros y temporales. El poder cizallante de esta mandíbula sería relativamente menor, aunque la mayor extensión de la fosa masetéica, que es el resultado de la pérdida de convexidad y concavidad de los bordes anterior y posterior de la rama ascendente, permitirá alojar un masetero mayor,

que trabaje eficazmente en la trituración de alimentos.

No se han podido encontrar diferencias específicas entre las ramas ascendentes de *Ursus etruscus*, *Ursus deningeri* y *Ursus arctos*, ya que se trata de una región que, dentro de una morfología general ya descrita, muestra numerosas variaciones individuales. En la figura 2.5 aparece un fragmento de mandíbula de *Ursus deningeri* procedente de la Cueva Nueva I de Pedraza (Segovia), en la que se observa una brutal vergencia hacia atrás de la rama ascendente, enfatizada notablemente por el débil desarrollo de la cresta coronoidea, pese a tratarse de un ejemplar adulto, aunque de talla pequeña, ¿una hembra? Junto con esta mandíbula apareció otro fragmento de mandíbula de la misma especie, de grandes dimensiones y con la rama ascendente mostrando una inclinación hacia atrás dentro de los límites habituales. Su gran robustez anuncia claramente la inmediata aparición de *Ursus spelaeus*.

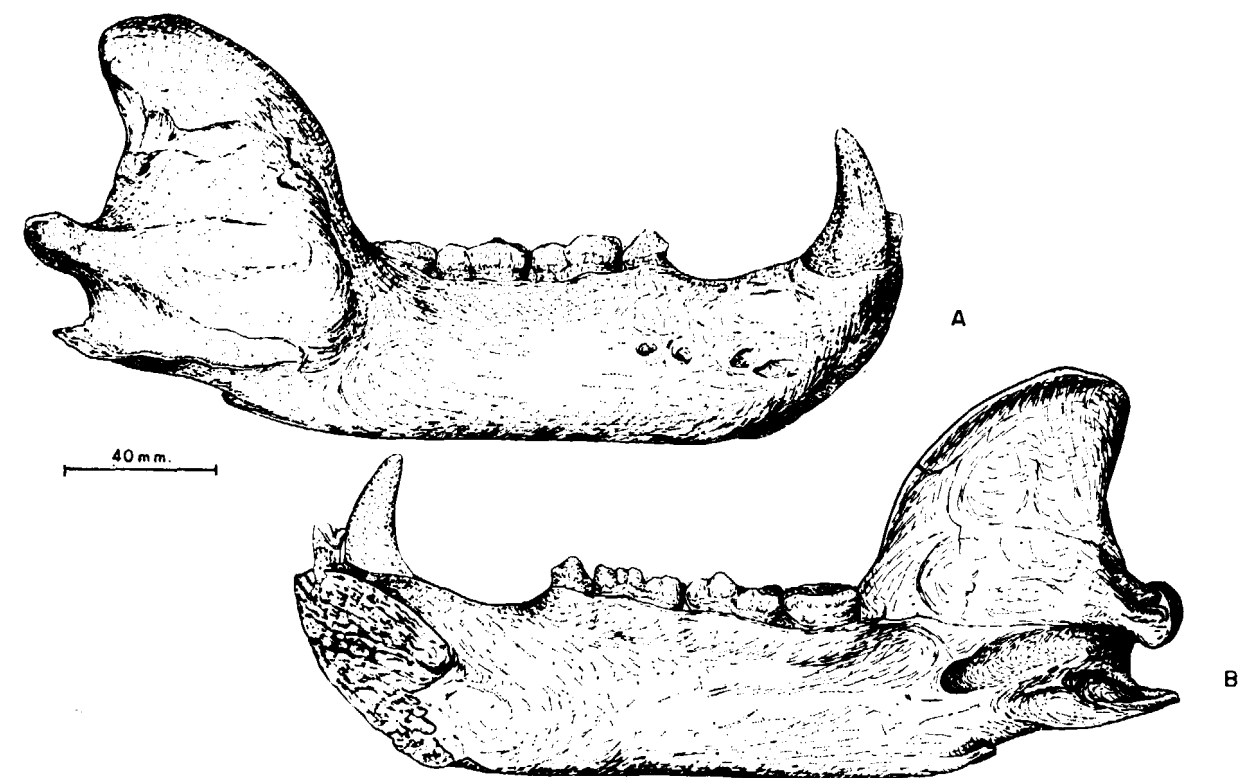


Figura 2.9.—Mandíbula de *Ursus arctos*, LIN, hembra adulta, procedente de la Cueva de Saldarrañao (D). (A) vista externa, (B) vista interna.

Toda la cara externa de la rama ascendente está ocupada por la fosa masetéica, que aloja al músculo del mismo nombre. Como ya se ha indicado en la descripción general de este hueso, es una depresión triangular con el ángulo posteroinferior prácticamente recto. La zona más profunda de la zona masetéica se alcanza en el ángulo anteroinferior. La morfología de la fosa cambia ligeramente de edad, ya que en animales viejos se observa una mayor elevación de la ceja ósea que la limita por delante, y la serie de líneas rugosas que la atraviesan en sentido anteroposterior también se marcan con mayor relieve. La morfología de la fosa masetéica es algo diferente en las tres especies. En *Ursus spelaeus* posee un mayor desarrollo anteroposterior, debido a la mayor superficie de la rama ascendente, fenómeno relacionado con la mayor verticalidad del borde anterior de la rama ascendente. Si obtenemos un perfil anteroposterior de esta fosa, a la altura del cóndilo se observan ciertas diferencias (fig. 2.10) en *Ursus etrus-*

cus y *Ursus arctos*, domina una morfología de fondo suavemente cóncavo, con un borde anterior, zona de cresta coronoidea, que se levanta abruptamente, no se observa un levantamiento del per-

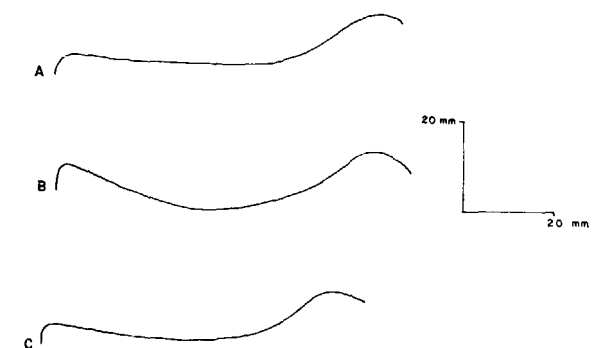


Figura 2.10.—Sección de la fosa masetéica a la altura del cóndilo: (A) *Ursus spelaeus*, (B) *Ursus deningeri*, (C) *Ursus arctos*.

til en la zona cercana a la escotadura mandibular superior. En *Ursus deningeri* todo el perfil es suave y regularmente cóncavo; finalmente, en *Ursus spelaeus* se aprecia una morfología prácticamente plana, levantándose en forma muy suavizada en las cercanías de la cresta coronoidea. El límite inferior de la fosa masetérica está marcado por una arista rugosa que corre más o menos horizontal hasta el proceso angular, sobre el cual también se desarrolla. Esta arista está poco marcada en *Ursus spelaeus*, poseyendo relieve en las otras especies.

En la cara interna de la mandíbula no se aprecian grandes diferencias, salvo en una zona rugosa, situada en el borde inferior de la mandíbula, que sirve para la inserción de pterigoide interno; esta área (fig. 2.11), proporcionalmente es más extensa en la mandíbula de *Ursus spelaeus* que en la de *Ursus deningeri* y en éste más que en *Ursus arctos* y *Ursus etruscus*. Además, en las dos especies últimamente citadas, esta superficie además

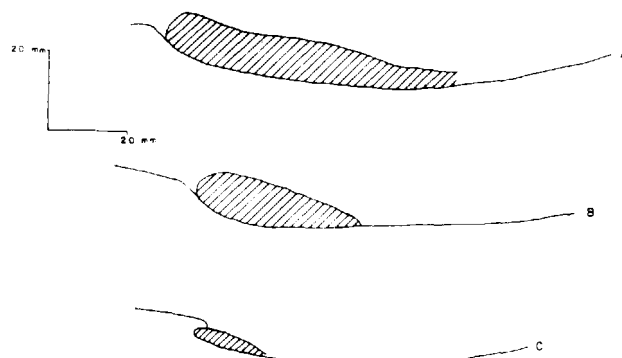


Figura 2.11.—Detalle de la inserción del pterigoide interno: (A) *Ursus spelaeus*, (B) *Ursus deningeri*, (C) *Ursus arctos*.

de dar una pequeña apófisis que sobresale de la zona ventral de la mandíbula, está orientada oblicuamente hacia abajo y hacia fuera, mientras que en *Ursus spelaeus* y en *Ursus deningeri* se orienta verticalmente. La zona interna del proceso angular, que va provista de una arista, así como el área inmediatamente anterior, constituyen la zona de inserción del pterigoide lateral que, en general, suele ser proporcionalmente más extensa, sobre todo en sentido anteroposterior, en *Ursus spelaeus* y *Ursus deningeri* que en *Ursus etruscus* y *Ursus arctos*; los músculos pterigoideos son los que controlan los movimientos laterales de la mandíbula.

No se ha detectado ninguna diferencia notable ni en la morfología de la escotadura inferior ni en la del proceso angular. La morfología de este último varía grandemente con la edad del animal.

Finalmente se va a considerar la morfología del cóndilo mandibular, región que posee una gran importancia anatómica, ya que mediante el cóndilo se produce la articulación con el surco articular del temporal, actuando como punto de apoyo de la palanca de primer grado a la que puede asimilarse físicamente la mandíbula. En la figura 2.12 aparecen los cóndilos de las cuatro especies, visto desde atrás: los de *Ursus etruscus* y *Ursus arctos* son de gran dimensión transversal y poca altura, cilíndricos en su tercio más interno y cónicos debido a que el borde inferior tiende a unirse con el superior, en el resto. En *Ursus deningeri* ya ha aparecido un cambio fundamental; aumenta grandemente la altura relativa del cóndilo, siendo cilíndrico en algo más de su mitad interna. Este fenómeno se exagera marcadamente en *Ursus spelaeus*,

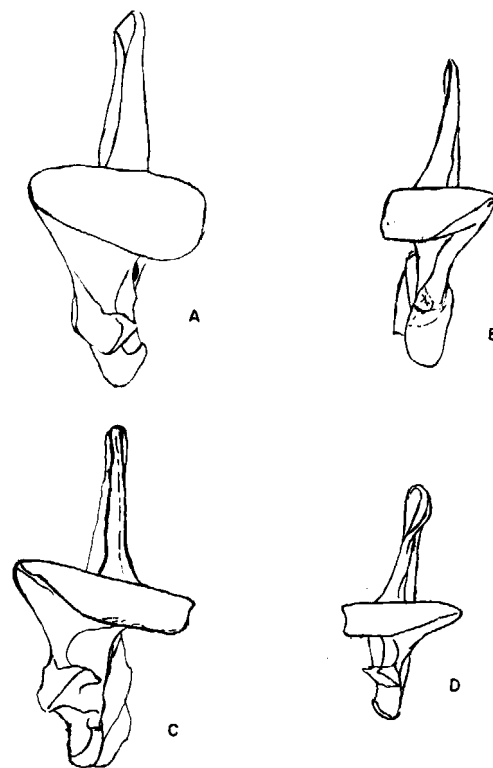


Figura 2.12.—Vista detallada del cóndilo mandibular: (A) *Ursus spelaeus*, (B) *Ursus deningeri*, (C) *Ursus arctos*, (D) *Ursus etruscus*.

en el índice porcentual anchura/altura que aparecerá en las tablas de medidas, lo indica muy claramente; además la porción cónica del cóndilo se reduce fuertemente, más de como lo hace en *ursus deningeri*. La combinación de estos dos caracteres: mayor desarrollo vertical y menor porción rectilínea del borde inferior del cóndilo, probablemente justifiquen una mayor movilidad lateral de la mandíbula.

Resumiendo: *Ursus spelaeus* constituye un estadio final de un largo proceso adaptativo, a lo largo del cual se pierden los caracteres carnívoros, claramente observables en *Ursus etruscus*, tras el paso por una especie de caracteres intermedios: *Ursus deningeri*, se llega al oso de las cavernas, excepcionalmente dotado para una alimentación omnívora: dentición ancha, soportada por una rama horizontal de la mandíbula de gran robustez, tanto en sentido vertical como transversal. Este último carácter se acentúa bajo la región trituyente de la serie molar. Pterigoides más desarrollados, que junto con la especial configuración del cóndilo mandibular, permiten mayores movimientos laterales de la mandíbula. Finalmente una gran área para la inserción de un poderoso masetero, que actúa con un brazo de aplicación acortado. *Ursus deningeri* participa de algunas de estas características, sobre todo en el área condilar y zona de inserción de los pterigoideos, la robustez mandibular ha aumentado aunque morfológicamente la mandíbula recuerda fuertemente a la de *Ursus etruscus*. Pese a las diferencias de orden estratigráfico y filogenético existentes entre *Ursus etruscus* y *Ursus arctos*, sus mandíbulas poseen una similitud funcional.

Además de las diferencias morfológicas que separan las mandíbulas de las cuatro especies (*U. etruscus*, *U. deningeri*, *U. spelaeus* y *U. arctos*), existen diferencias métricas notables, algunas de las cuales ya se pusieron de manifiesto al representar en coordenadas relativas los puntos notables del perfil mandibular. Antes de entrar en consideraciones métricas, convendría comprobar si la mandíbula refleja también dimorfismo sexual.

En la figura 2.13 aparecen representados en forma bivariada, las longitudes mandibulares y los diámetros transversales de los caninos. Fundamentalmente se han representado los correspondientes a *U. arctos* y a *U. spelaeus*. A primera vista, se observa que existe una buena separación métrica entre las mandíbulas de machos y hembras del oso

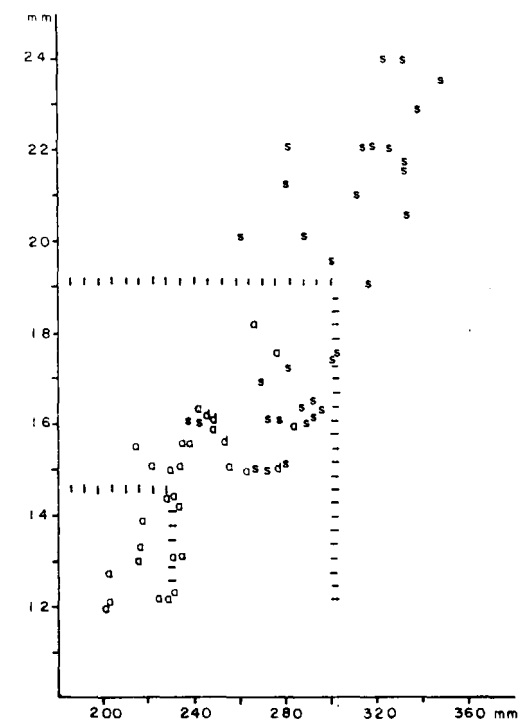


Figura 2.13.—Representación bivariada: Longitud mandibular (X) en función del diámetro transversal del canino (Y) (14); s.—*U.s.*, a.—*U.a.*, d.—*U.d.*

de las cavernas, aunque la muestra considerada es muy pequeña ($n = 28$), no siempre es fácil encontrar mandíbulas completas con el canino o viceversa. Esta separación métrica se pone también de manifiesto en el histograma de la figura 2.14. Se produce un corte en la distribución en la clase 295 mm. Uniendo la ordenada 19 mm., correspondiente al valor separador de sexos según el diámetro transversal del canino, y la abscisa 295 mm., correspondiente al corte en la distribución de frecuencias de longitudes mandibulares, se separan dos áreas, observándose tres puntos en la zona límite (representan un 10 por 100 de la muestra) que carecen de sexado según la longitud mandibular y el diámetro transversal del canino. En estas zonas de sexados inciertos suelen situarse algunos ejemplares: un 4 por 100 en el histograma de la longitud mandibular y entre un 1 y un 4 por 100 en los histogramas de frecuencias del diámetro transversal de los caninos de diversos yacimientos. En la representación bivariada de la figura 2.13 el valor más alto (10 por 100) de ejemplares indeterminables puede deberse a las pequeñas dimensiones de la muestra.

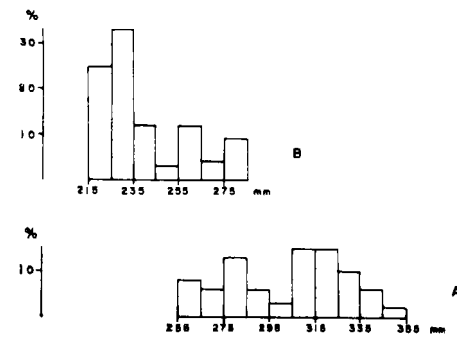


Figura 2.14.—Histogramas de la longitud mandibular (1); (A) *Ursus spelaeus*, (B) *Ursus arctos*.

El histograma de distribución de longitudes mandibulares de *Ursus arctos*, muestra (fig. 2.14) un corte en la clase 245 mm. Aunque es adelantar algunas ideas, el histograma del diámetro transversal del canino, muestran un claro corte a nivel de la clase 14 mm. (14-14.99 mm.). Estos cortes en la distribución cabe atribuirlos a las diferencias métricas entre machos y hembras, en el caso de la mandíbula a la clase 245 mm. pertenece un 4 por 100 de un total de 48 mandíbulas, en los caninos existe un 10 por 100 de la muestra representado en la clase 14 mm. (de un total de 88 caninos). Si, al igual que en el caso del oso de las cavernas, se trazan las líneas que unen estas ordenadas y abscisas habremos delimitado las áreas en las que están representados machos y hembras de *U. arctos*, en este caso existe un 16 por 100 de casos indeterminados.

Como era de esperar, la longitud de la serie compuesta por el cuarto premolar y los tres molares, está relacionada con el sexo. Es claramente mayor en los machos. Figura 2.15. Si previamente observamos los histogramas de las longitudes de la serie compuesta por el cuarto premolar y los molares inferiores, es evidente que se produce un claro corte en las distribuciones de frecuencias: en *U. spelaeus* es muy claro (fig. 2.16 A), ya que el tamaño de la muestra es bastante considerable (116 ejemplares), estando la separación en la clase 98 mm. (98.0-99.99 mm.), hay un 4 por 100 de casos en los que existe indeterminación. En el histograma correspondiente a *Ursus arctos* (figura 2.16 B), existe también un corte en la distribución que se sitúa en la clase correspondiente a 80 mm. (80-81.99 mm.), pero en relación al oso de las cavernas, el porcentaje de casos indeterminados

ha aumentado (11 por 100). Existe además un importante problema: de forma aparente se ha resuelto el problema del sexado con la realización del histograma de la figura 2.16 B, pero si se vuelve a la representación bivariada de la figura 2.15, y en el gráfico se delimita un área mediante la ordenada separación entre machos y hembras según el diámetro transversal del canino, y la abscisa tomada de la clase que separa machos y hembras en el histograma de la figura 2.16 B, se observa claramente que existe un importante solape entre las longitudes dentarias de machos y hembras, por ello podría cuestionarse el valor que se

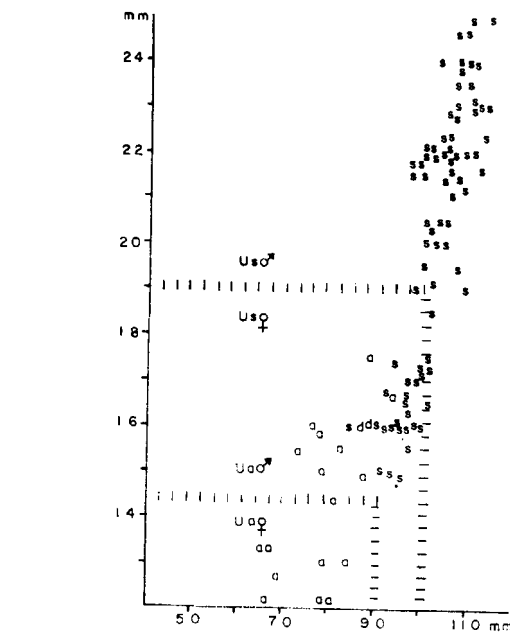


Figura 2.15.—Representación bivariada: longitud de los molariformes (X) (9) en función del diámetro transversal del canino (Y) (14).

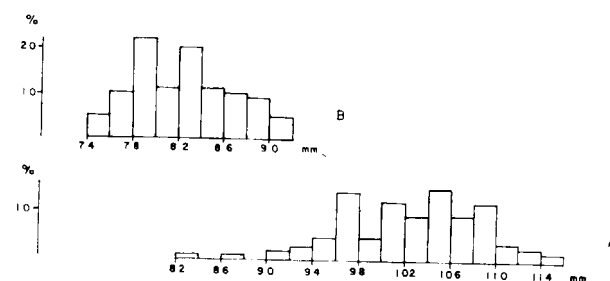


Figura 2.16.—Histogramas de las longitudes de los molariformes (9); (A) *Ursus spelaeus*, (B) *Ursus arctos*.

ha deducido del histograma de la figura 2.16 B, debido a lo pobre de la muestra (18 ejemplares).

Se tomaron las siguientes medidas sobre las mandíbulas: (1) longitud mandibular (cóndilo-sínfisis); (2) longitud del diastema (borde posterior del alvéolo del canino-borde anterior del alvéolo del P_4); (3) altura de la mandíbula en el P_4 (centro del diente); (4) altura de la mandíbula en el M_1 (centro del diente); (5) altura de la mandíbula en el M_3 (centro del diente); (6) grosor de la mandíbula entre el P_4 y M_1 ; (7) grosor de la mandíbula entre el M_2 - M_3 ; (8) longitud existente entre el borde posterior del canino y el talónido del M_3 ; (9) longitud P_4 - M_3 ; (10) longitud del P_4 ; (11) longitud de los molares (M_1 - M_3); (12) diámetro transversal del cóndilo; (13) diámetro vertical del cóndilo; (14) diámetro transversal del canino (en la base del esmalte); (15) altura de la rama ascendente. Además se calcularon los siguientes índices: (16) longitud del diastema/longitud mandibular en porcentaje; (17) altura de la mandíbula en el P_4 /longitud mandibular en porcentaje; (18) altura de la mandíbula en el M_1 /longitud mandibular en porcentaje; (19) altura de la mandíbula en el P_4 /altura de la mandíbula en el M_1 en porcentaje; (20) grosor de la mandíbula entre M_2 - M_3 /longitud mandibular en porcentaje; (21) longitud borde posterior alvéolo del canino-borde posterior del talónido del M_3 /longitud mandibular en porcentaje; (22) longitud de los molares/longitud mandibular en porcentaje; (23) diámetro transversal del cóndilo/diámetro vertical del cóndilo en porcentaje.

En la tabla 2.1, aparecen las medidas de la mandíbula de *Ursus etruscus*. En la tabla 2.2, aparecen las correspondientes a *Ursus deningeri*. En la tabla 2.3, las de *Ursus spelaeus*, y en la tabla 2.4, las de *Ursus arctos*.

Debido a los pequeños tamaños de las muestras, no se han podido realizar cálculos estadísticos de detalle más que en las mandíbulas de oso de las cavernas procedentes de las Cuevas de Arrikutz, Troskaeta y del Reguerillo.

La simple observación de las tablas de medidas es bastante explícita; es evidente que existe una notable diferencia métrica entre las mandíbulas de *Ursus spelaeus* y de *Ursus arctos*, aunque existen solapamientos entre las mandíbulas pertenecientes a machos de oso pardo y hembras de oso de las cavernas. Lo cual ya se observó en el apartado anterior, al tratar de las dimensiones del crá-

neo de estas dos especies. Una manera de evitar el efecto de los valores extremos, es decir: anular el solapamiento existente entre las mandíbulas mayores de *U. arctos* (machos muy robustos) y las menores de *Ursus spelaeus* (hembras muy gráciles) consiste en tratar dimensiones medias, unificando los datos de los diversos yacimientos. En la figura 2.17 A se han representando las diferencias entre los valores medios de las mandíbulas e índices de las mandíbulas de las especies que se están comparando (*Ursus spelaeus*, *Ursus deningeri*, *Ursus arctos* y *Ursus etruscus*), habiéndose tomado como referencia los datos medios de la mandíbula del oso de las cavernas, que es la que está mejor representada numéricamente. De la figura se deduce inmediatamente que la mandíbula de dimensiones menores y mayor gracilidad es la del oso pardo. Sus índices también son notablemente más bajos que sus homólogos del oso de las cavernas si se exceptúa el índice (24), que expresa la relación porcentual entre los diámetros transversal y vertical del cóndilo; al ser el cóndilo de la mandíbula de oso pardo más aplanado que el de la mandíbula del oso de las cavernas, este índice sube espectacularmente para la primera de estas dos especies. Las dimensiones medias de las mandíbulas de *Ursus etruscus*, difieren poco de las del oso pardo, hay que subrayar la mala representación numérica de las mandíbulas de *U. e.*, por ello estos valores deben de tomarse con ciertas reservas. En concreto sólo se ha podido mediar la longitud mandibular absoluta (1) sobre una mandíbula. Las dimensiones de la mandíbula de *Ursus deningeri* se aproximan a las de *Ursus etruscus*, aunque son mayores, pero lo que es más importante: se detecta una menor diferencia entre los valores medios de los índices.

Como se han estudiado tres poblaciones de oso de las cavernas con características marcadamente distintas, podría probarse comparar sus dimensiones e índices medios, estas poblaciones son: Cueva del Reguerillo (T) con un notable predominio de hembras sobre machos y dominancia de individuos no seniles; Cueva de Arrikutz (A) con mayor porcentaje de machos que de hembras, abundan mayoritariamente los individuos seniles. Finalmente se tiene el yacimiento de la Cueva de Troskaeta (TR), donde se detectan numerosos caracteres arcaizantes tanto en el cráneo como en la mandíbula, en especial en lo que se refiere a la presencia de premolares supernumerarios y cierta gracilidad de los huesos del esqueleto postcranial.

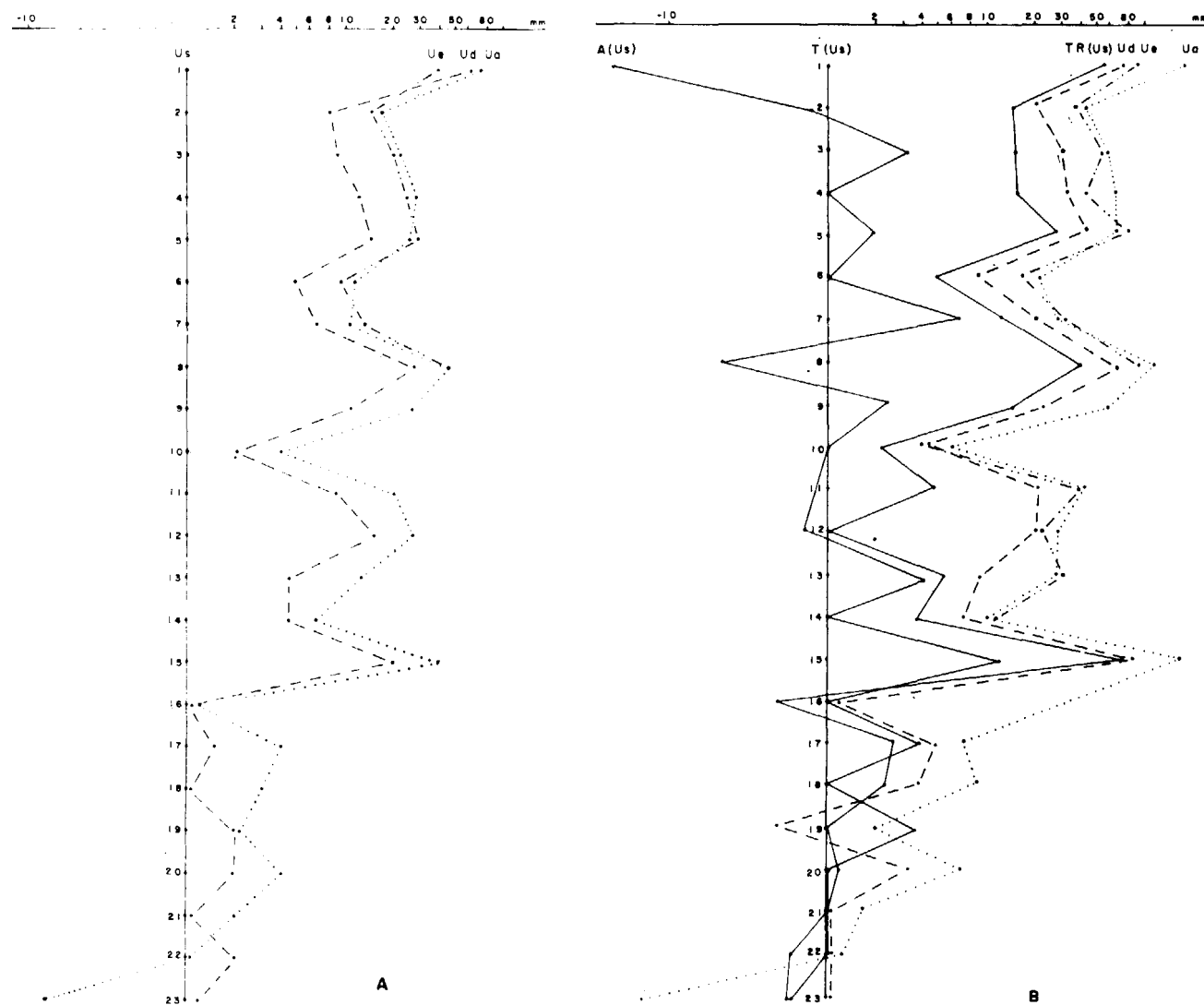


Figura 2.17.—Representación semilogarítmica de las diferencias existentes entre los valores medios de medidas e índices de la mandíbula. (A) por especies, (B) para diversos yacimientos de *Ursus spelaeus*.

Al igual que en el caso precedente, se recurrirá a la representación semilogarítmica de las diferencias entre los valores medios de las medidas e índices. Como referencia de tamaño máximo se tomarán los datos de las mandíbulas procedentes de la Cueva del Reguerillo y como referencia de gracilidad los datos medios de la mandíbula de *Ursus deningeri*, figura 2.17 B. Queda bien claro que existen ciertas diferencias métricas entre los valores medios de las mandíbulas de oso de las cavernas de la Cueva de Arrikrutz y de la Cueva del Reguerillo. Diferencias asimilables, más que a la exis-

tencia de formas locales, al tamaño de las muestras respectivas y a la mayor o menor incidencia sobre un determinado valor medio del número de medidas realizadas sobre mandíbulas de un sexo u otro. Estas diferencias se amortiguan notablemente al comparar valores medios de los índices. Por el contrario, las diferencias entre los valores medios de las mandíbulas de la Cueva del Reguerillo (T) y de Troskaeta (TR), son excepcionalmente llamativos, de forma que la línea que une los puntos indicativos de los valores numéricos de las diferencias, se «calca» casi literalmente sobre la

que une los puntos que marcan las diferencias entre los valores medios de la mandíbula de *Ursus deningeri* y de *Ursus spelaeus* de la Cueva del Reguerillo. Esto subraya el carácter atávico de la población de la Cueva de Troskaeta, aunque al ser sus índices muy similares a los de la mandíbula del oso de las cavernas típico, queda claro que el oso de este yacimiento, pese a sus peculiaridades métricas y anatómicas, ha alcanzado plenamente el estadio espéleo.

Con el fin de incidir con más profundidad en las diferencias métricas y, sobre todo, en la robustez de la mandíbula de las diferentes especies, se ha recurrido a realizar algunas representaciones bivariadas.

La comparación de las alturas mandibulares en el P_4 respecto a la longitud de la mandíbula, figura 2.18, es simplemente la expresión gráfica de la robustez vertical de la mandíbula. El valor de los coeficientes de regresión, en este caso coinciden para *Ursus arctos* y *Ursus spelaeus*, son elevados (.81). La pendiente de las dos líneas es muy similar, siendo evidente que la mandíbula del oso de las cavernas es claramente más alta, a nivel del P_4 , que la del oso pardo. Vuelve a quedar reflejado el discreto solapamiento existente, sobre todo en las longitudes mandibulares, entre los machos muy robustos de oso pardo y las hembras más gráciles de oso de las cavernas. Se han representado también los pocos datos existentes de mandíbulas de *Ursus deningeri*, que se agrupan en la zona de mandíbulas gráciles de *Ursus spelaeus*, en la que también se sitúan los puntos correspondientes a las mandíbulas de *Ursus spelaeus* de la Cueva de Lezetxiki.

La correlación existente entre la altura de la rama ascendente y la longitud mandibular es muy elevada (.91) para *Ursus spelaeus* y .97 para *Ursus arctos*. Pero las pendientes de las dos líneas de regresión son marcadamente distintas (fig. 2.19), de forma que se cortan en el campo de existencia de las dos poblaciones (129 mm. de altura de la rama ascendente y 282 mm. de la longitud mandibular). Prácticamente es en esta zona, donde se produce la separación entre longitudes mandibulares de machos y hembras de *Ursus spelaeus*. En otras palabras, aunque fuera del campo de existencia de las dimensiones reales de la mandíbula de *Ursus arctos*, a partir del punto (282-130) las mandíbulas de oso pardo poseerían una rama ascendente relativamente más alta que la del oso de las cavernas. Por el contrario, por debajo de estos valores, donde se desarrolla el campo de existencia de las mandíbulas de hembras de oso de las cavernas, estas son, proporcionalmente, más altas que las de los machos y hembras de oso pardo, siendo la diferencia mayor respecto a las hembras que respecto a los machos con los que dimensionalmente se asemejan más.

En páginas anteriores, se puso de manifiesto una característica morfológica típica del oso de las cavernas; el gran engrosamiento de la anchura transversal de la mandíbula en la zona que soporta a los molares que se hace máximo bajo el segundo y tercer molares. Una manera de expresar estas distintas robusteces consiste en la representación bivariada del grosor entre M_2 y M_3 respecto a la longitud mandibular (fig. 2.20).

El coeficiente de regresión es elevado para la mandíbula de *Ursus spelaeus* (.79), siendo bastante más alto (.89) para la de *Ursus arctos*. El descenso

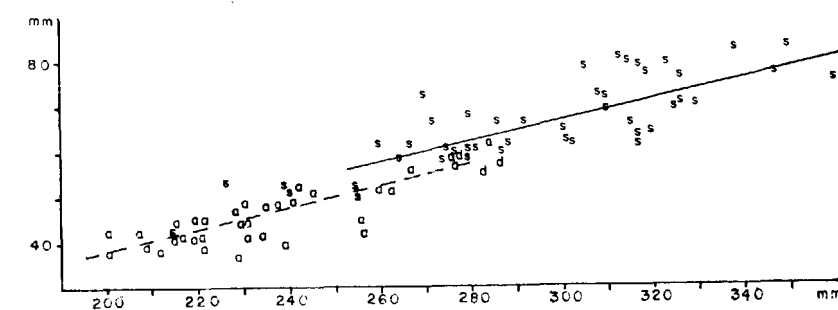


Figura 2.18.—Representación bivariada: altura mandibular en el P_4 (Y) en función de la longitud absoluta (X) (1); s.—*U. s.*; a.—*U. a.*

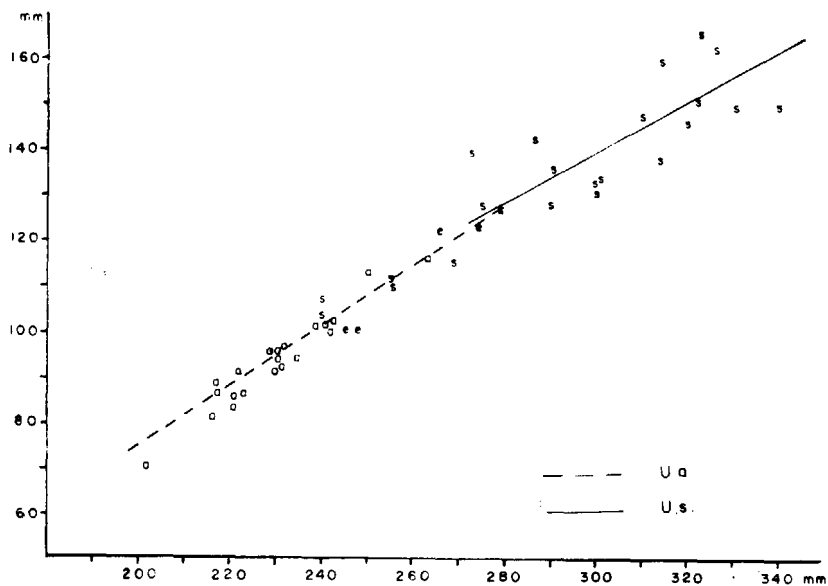


Figura 2.19.—Representación bivariada: altura de la rama ascendente (Y) (15) en función de la longitud absoluta del cóndilo (X) (1); s.—U.s.; a.—U.a.

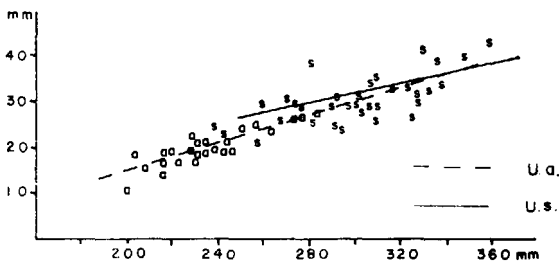


Figura 2.20.—Representación bivariada: grosor de la mandíbula entre M₂-M₃ (Y) (7) en función de la longitud absoluta (X) (1); s.—U. s., a.—U.a.

en el valor del coeficiente de regresión en la mandíbula de *Ursus spelaeus*, podría explicarse por la influencia de valores estadísticamente espúreos.

En la figura 2.20 se aprecia claramente que la línea de regresión correspondiente a las dimensiones de la mandíbula de *Ursus spelaeus*, posee una pendiente notablemente menor que la de la línea de regresión correspondiente a la mandíbula de *Ursus arctos*. No obstante, debido a las diferencias en el valor de la ordenada en el origen (tabla 2.5), en casi todo su campo de existencia, la mandíbula de oso de las cavernas es, proporcio-

nalmente, más ancha (entre M₂ y M₃) que la del oso pardo. Tan sólo quedan dos puntos por encima de la intersección de las líneas de regresión, representan un 5 por 100 de la muestra, a partir de la cual las mandíbulas de oso pardo serían proporcionalmente más anchas que las del oso de las cavernas. Por el contrario, en el campo de existencia real de las mandíbulas de *Ursus arctos* las de oso de las cavernas, representadas por su línea de regresión, son notablemente más robustas, y, al igual que ha ocurrido en otras medidas, la diferencia es mayor en las hembras de *Ursus arctos*.

El valor del coeficiente de regresión entre la anchura y la altura del cóndilo mandibular es bajo (.58 para *Ursus spelaeus*, .51 para *Ursus arctos* y .48 para *Ursus deningeri*), se observa claramente en la figura 2.21 cómo es mucho mayor la robustez del cóndilo de las mandíbulas de *Ursus spelaeus* y de *Ursus deningeri* que las de *Ursus arctos*. La línea de regresión de esta última especie posee una pendiente marcadamente menor que las de las otras dos, que se superponen. El único cóndilo de *Ursus etruscus* se sitúa notablemente por debajo de la nube de puntos correspondiente a *Ursus arctos*.

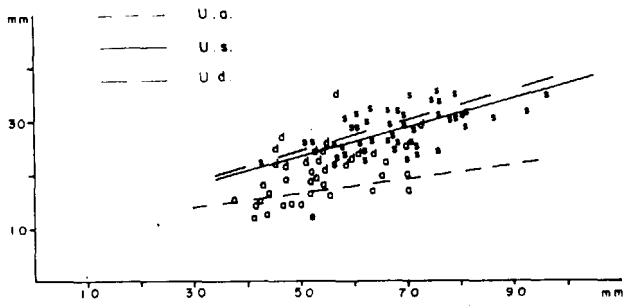


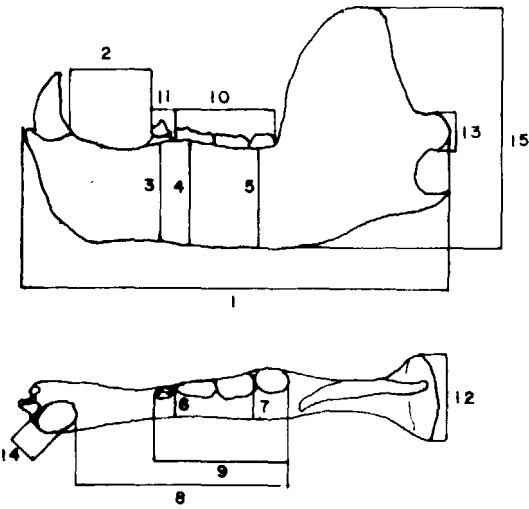
Figura 2.21.—Representación bivariada: diámetro vertical del cóndilo (Y) (13) en función del diámetro transversal del cóndilo (X) (14); s.—U.a., a.—U.a., d.—U.d.

2.2. El aparato hioideo

El aparato hioideo forma parte del esqueleto visceral de los mamíferos, compuesto por una serie doble de pequeños huesos o arcos laterales articulados solapados entre sí, que se unen al cráneo, formando con el hueso central un conjunto en estribo, en el que las extremidades superiores se articulan con los temporales, mientras que el resto flota en el centro de la región blanda en el límite de la cabeza y cuello.

En los osos, el aparato está formado por un total de nueve elementos, una pieza medial y otras

	V			
	μ	σ	N	V ₁ - V ₈
1			1	259,0 -
2	40,0	3,93	6	35,3 - 46,3
3	46,0	6,75	16	36,6 - 60,0
4	44,6	7,55	15	34,0 - 56,8
5	45,3	4,84	10	38,9 - 55,1
6	15,5	1,57	13	13,8 - 18,2
7	18,7	2,48	11	15,0 - 22,6
8	149,2	6,73	5	143,9 - 160,0
9				
10	13,3	1,58	7	11,3 - 16,2
11	66,2	5,39	12	60,0 - 75,8
12			2	51,7 - 64,6
13			2	12,3 - 17,5
14	13,5	1,40	10	12,0 - 15,6
15				
16				
17			2	20,0 - 22,0
18			2	19,0 - 21,0
19			13	98,0 - 108,0
20			1	- 20,0
21			2	7,0 - 7,0
22				
23			2	31,0 - 42,0



- 16: 2/1 %
- 17: 3/1 %
- 18: 4/1 %
- 19: 3/4 %
- 20: 7/1 %
- 21: 8/1 %
- 22: 10/1 %
- 23: 12/1 %

TABLA 2.1.—Medidas e índices de la mandíbula de *Ursus etruscus*.

	PA	SI	LZ			S				NV	Muestra total					
	V ₁ - V ₈	V ₁ - V ₈	μ	N	V ₁ - V ₈	μ	σ	N	V ₁ - V ₈	V ₁ - V ₈	μ	σ	N	V ₁ - V ₈		
1	57,7 - 64,8	243,5 - 247,1	58,9	2	263,5 - 265,6	53,9	7,63	16	276,6 - 286,4	- 74,0	262,1	17,08	6	243,5 - 286,4		
2		43,2 - 42,2		2	54,0 - 39,3				51,3 - 54,6		47,4	6,64	6	39,3 - 54,6		
3		48,8 - 50,3		4	50,2 - 73,0				55,2 - 59,3		57,2	4,62	10	48,8 - 64,8		
4		47,7 - 51,3		4	49,7 - 74,6				52,3 - 63,0		57,7	7,71	10	47,7 - 74,6		
5	20,0 - - 25,0	51,3 - 51,3	62,8	3	61,3 - 64,3	24,2	3,10	30	58,3 - 66,0	23,3 - 28,5	58,6	5,54	7	51,3 - 66,0		
6		17,4 - 18,0	20,3	4	16,9 - 27,2				18,7 - 20,7		19,6	1,20	9	17,4 - 20,2		
7		23,3 - 24,0	24,5	4	22,1 - 27,3				25,4 - 28,0		24,9	1,32	9	23,3 - 28,0		
8		154,3 - 161,0	2	151,4 - 160,7	165,3 - 175,0				159,6		9,38	6	151,0 - 175,0			
9	98,6 -	87,1 - 88,1	16,3	2	11,4 - 14,0	24,2	3,10	30	90,2 - 98,5	113,0 - 140,7	92,5	5,64	5	87,1 - 98,6		
10	14,3 -	11,6 - 12,6							12,7 - 15,8		13,2	1,58	7	11,4 - 15,8		
11	78,6 -	74,8 - 75,5							2		74,2 - 76,9	75,2 - 81,4	76,7	2,56	7	74,2 - 81,4
12		43,4 - 45,5							2		53,6 - 56,3	45,5 - 72,0	53,0	3,05	20	43,4 - 72,0
13		- 23,8	2	21,9 - 24,6	16,0 - 26,0	16,0	16,0	20,5 - 35,3	113,0 - 140,7	24,3	0,86	35	20,5 - 35,3			
14		16,4 - 16,1	4	14,9 - 19,8				16,6 - 18,3		16,6	0,71	8	14,9 - 19,8			
15		99,8 - 97,1	2	16,0 - 20,0				119,0 - 131,4		116,8	17,2	6	97,1 - 140,7			
16		18,0 - 17,0						18,0 - 20,0		18,0	1,60	6	16,0 - 20,0			
17		20,0 - 20,0			2	20,0 - 23,0	19,0 - 21,0	20,5	1,38	6	19,0 - 21,0					
18		20,0 - 21,0			2	22,0 - 22,0	18,0 - 23,0	21,0	1,79	6	18,0 - 23,0					
19		102,0 - 98,0	4	94,0 - 104,0	60,0 - 80,0	60,0	60,0	94,0 - 110,0	113,0 - 140,7	100,3	6,25	6	94,0 - 110,0			
20		21,0 - 21,0	2	24,0 - 24,0				20,0 - 24,0		22,3	1,86	6	20,0 - 24,0			
21		70,0 - 70,0	2	24,0 - 24,0				70,0 - 70,0		70,0	0,63	6	60,0 - 80,0			
22		36,0 - 30,0						33,0 - 36,0		32,0		6	30,0 - 36,0			
23		- 19,0			- 24,0	16,0 - 26,0	22,6	3,39	18	16,0 - 26,0						

TABLA 2.2.—Medidas e índices de la mandíbula de *Ursus deningeri*.

	S	BN				CN	LH	CA	MO	LO	UR			LZ			TR																									
	n-1	μ	N	V _i - V _s		n-1	n-2	n-1	n-2	n-1	μ	N	V _i - V _s	μ	N	V _i - V _s	μ	σ	N	V _i - V _s																						
1	64,3	312,8	4	297,0	320,0	65,7	47,4	70,0	280,0	55,2	60,0	4	43,8	69,5	49,2	3	265,0	273,6	279,0	28,8	10	226,6	317,2																			
2		53,7	4	51,2	55,4																			70,6	35,1	61,5	66,4	3	62,4	69,5	68,9	3	45,3	53,5	50,3	5,22	18	41,3	56,9			
3		61,9	4	59,1	63,6																			72,6	60,1	73,0	67,8	3	62,4	69,5	68,9	3	58,0	72,0	63,6	8,07	19	49,6	72,6			
4		64,2	4	61,7	66,5																			72,2	58,5	77,5	56,8	2	58,5	70,5	61,9	3	55,0	69,9	65,3	8,57	16	48,0	80,1			
5		69,7	5	62,2	74,8																			78,0	61,3	76,8	70,4	3	57,3	81,0	65,4	3	60,0	74,8	68,6	11,6	14	50,0	92,2			
6		23,0	4	22,0	24,6																			23,4	24,0	23,2	21,0	24,8	22,0	2	22,0	29,8	19,6	3	17,7	22,7	21,9	3,22	15	18,0	25,5	
7		27,0	5	26,4	28,1																			47,8	26,3	30,0	25,6	36,0	26,0	1	27,1		27,3	3	26,4	28,0	27,7	4,04	13	21,6	34,8	
8																											181,2	195,0		1	179,0		172,7	3	165,5	183,3	170,0	10,26	10	156,0	183,1	
9				2	96,3																			96,3			101,6		104,0		1	107,4		95,9	3	93,0	100,3	96,9	6,16	13	86,0	106,5
10				3	14,0																			14,8			15,1		12,0		1	16,0		15,0	3	14,4	16,0	14,5	1,06	6	12,9	15,6
11	16,6	83,8	4	76,4	94,6	64,4	68,4	86,5	82,5	92,0	1		91,6	80,9	3	78,6	84,3	84,1	4,66	10	73,8	91,3																				
12		72,7	4	71,0	80,0																		24,8	26,1	26,8		73,5				2	58,5	63,0	66,2	11,57	5	52,5	78,5				
13		26,0	5	22,8	28,9																				19,8	22,0					2	23,8	24,3	27,2	2,74	6	23,9	31,0				
14			1	20,5																									1	19,2		17,1	2	14,9	21,5	18,9	2,44	13	15,0	21,8		
15																																2	121,8	123,0	120,2	10,81	7	109,5	138,0			
16			3	17,0	19,0																				13,0	14,0						2	17,0	20,0	19,0		8	16,0	21,0			
17			3	20,0	21,0																				21,0	21,0						2	21,0	22,0	22,0		10	19,0	25,0			
18			3	20,0	24,0																				21,0	23,0						2	20,0	23,0	22,0		8	20,0	25,0			
19			3	94,0	102,0																				109,0	97,0			1	94,0		2	97,0	105,0	99,0		16	89,0	105,0			
20			4	21,0	25,0																				24,0	24,0						2	22,0	23,0	24,0		8	22,0	29,0			
21		3	70,0	70,0			80,0	80,0							60,0	70,0	80,0		7	70,0	80,0																					
22		4	31,0	30,0				37,0							34,0	36,0	34,0		12	32,0	42,0																					
23		4	24,0	31,0				27,0							25,0	26,0	24,0		5	20,0	32,0																					

TABLA 2.3.—Medidas e índices de la mandíbula de Ursus spelaeus.

	K				GZ	A				ER				AR	X				T				Muestra total			
	μ	σ	N	V _i - V _s	n=1	μ	σ	N	V _i - V _s	μ	N	V _i - V _s	n=2	μ	σ	N	V _i - V _s	μ	σ	N	V _i - V _s	μ	σ	N	V _i - V _s	
1					296,3	318,9	28,7	10	272,1 - 358,0		2	288,0 - 322,0														
2	48,5	11,3	8	33,0 64,0	58,4	58,3	8,15	76	36,1 - 77,2	52,0	4	47,0 61,0	60,5					306,5	26,2	12	258,0 - 347,3	301,6	27,79	48	226,6 - 358,0	
3	59,5	5,16	8	49,6 - 64,5	60,2	70,4	7,66	56	60,5 - 81,5		3	60,0 73,0	83,3 89,0					51,5	9,46	17	32,6 - 67,2	55,4	8,10	138	32,6 77,2	
4	60,5	6,35	9	48,8 - 69,5	60,0	74,6	5,30	43	61,0 - 83,2		2	60,0 70,0	87,6 98,8					73,0	5,67	17	62,3 82,7	66,0 7,20	122	49,6 - 89,0		
5	64,4	7,98	7	50,3 - 76,0	67,4	78,5	9,16	35	63,0 - 89,7		2	66,7 77,2	92,3					74,8	6,86	15	64,3 - 85,4	70,2	6,64	103	48,0 - 98,8	
6	22,7	2,16	10	19,4 - 28,0	20,5	25,0	3,28	58	19,1 - 32,7	22,2	3	20,3 - 23,2	25,6 - 27,0					80,2	7,31	14	66,2 - 94,3	74,5	9,16	89	50,0 - 94,3	
7	26,9	2,88	8	22,8 - 33,8	29,3	31,2	4,70	56	20,0 - 44,0	30,2	3	26,2 32,6	33,9 - 40,0					25,9	3,48	17	19,9 - 35,6	24,6	3,19	119	17,7 - 35,6	
8	178,0		3	152,0 - 197,0	179,0	193,5	10,79	49	166,9 - 212,0	18,5	4	177,0 199,0						35,8	7,96	18	28,4 44,1	31,5	4,60	116	20,0 - 44,1	
9	101,6	3,89	5	95,6 105,0	95,8	103,9	5,50	49	91,2 114,3	99,0	3	93,1 - 104,1						190,0	3,38	13	177,4 - 203,0	188,1	10,21	86	156,0 - 212,0	
10	15,7	1,08	5	15,0 - 17,5	15,4	16,0	1,53	14	14,7 - 20,0	14,0	4	11,8 - 15,8						105,9	0,94	14	97,8 - 108,4	103,6	5,11	92	86,0 - 114,3	
11	86,0	3,64	5	80,6 - 90,6	79,8	86,4	4,49	33	75,8 - 93,6		4	78,9 - 93,3						16,4	4,04	12	15,0 - 18,7	15,5	1,20	50	11,8 - 18,7	
12	96,0		3	81,2 - 106,0	66,4	68,2	13,1	23	41,0 - 89,0		2	58,3 - 75,5			60,2	9,16	5	87,6	6,82	12	78,1 - 92,2	85,6	4,35	77	64,3 - 94,6	
13			2	24,0 - 31,8	26,2	28,4	3,75	23	23,0 - 35,5		2	24,8 - 30,7			26,3	2,22	6	66,9	2,69	16	58,0 - 93,1	68,4	10,49	64	41,0 - 106,0	
14	17,8		3	15,5 - 20,5	16,7	21,9	2,39	60	16,1 - 24,7		4	16,0 - 23,9						31,1	1,59	17	28,9 - 35,0	28,7	3,11	67	22,8 - 35,5	
15					119,5	146,6	10,64	6	138,8 - 160,0		1	- 150,8						21,8		11	18,9 - 24,6	21,0	2,28	99	14,9 - 24,7	
16					20,0	18,0		10	13,0 - 23,0		2	17,0 - 19,0								5	142,8 - 166,6	136,2	10,82	23	109,5 - 166,6	
17					20,0	21,0		9	20,0 25,0		2	21,0 - 23,0								12	13,0 - 20,0	17,0		42	13,0 - 23,0	
18					23,0			10	20,0 - 28,0		2	22,0 - 22,0								12	21,0 - 27,0	23,0		44	19,0 - 27,0	
19					92,0	95,0		39	92,0 - 112,0		2	95,0 - 101,0								3	22,0 - 24,0	24,0		43	20,0 - 28,0	
20					23,0	24,0		10	22,0 - 27,0		2	24,0 - 24,0						98,0		14	91,0 - 105,0	98,1		86	88,0 - 112,0	
21					80,0			10	70,0 90,0		2	70,0 - 70,0								3	22,0 - 25,0	25,0		41	24,0 - 29,0	
22					32,0	33,0		9	28,0 - 39,0		1	- 36,0								3	60,0 - 80,0	80,0		40	60,0 - 90,0	
23					25,0	24,0		19	20,0 - 29,0		2	24,0 25,0			24,0	0,26	6			2	34,0 - 35,0	34,0		41	24,0 - 42,0	
																				15	19,0 - 30,0	24,0		55	19,0 - 32,0	

TABLA 2.3.—Medidas e índices de la mandíbula de Ursus spelaeus.

	LB	NO	TV	ST	CO	GA	GB	TR			UB	AK	MK	PU	UK	D			
	n=2	n=2	n=2	n=2	n=2		n=1	μ	N	V _i - V _s	n=1	n=1	n=1	n=1	n=1	μ	σ	N	V _i - V _s
1	276,4 - 309,4	230,0 - 234,0	220,0 - 221,6	197,0 - 201,0	267,4	207,6 - 263,2		246,7	4	234,7 - 255,0	249,2	215,7		223,3	203,8	228,1	5,81	6	220,0 - 237,0
2	42,0 - 46,4	38,9 - 40,0	35,8 - 31,2	29,3 - 31,2	44,0	40,8 - 44,8		34,1	4	32,0 - 36,6	44,4	30,3	46,2	37,6	32,5	36,9	4,81	7	31,4 - 43,2
3	55,8 - 57,8	- 40,6	40,8 - 41,0	36,6 - 38,0	55,2	41,5 - 49,5		45,1	4	41,8 - 47,5	51,4	43,2	46,4	38,1	41,5	44,8	5,91	7	38,0 - 54,8
4	54,8 - 57,6	39,0 - 40,0	38,0 - 39,3	34,2 - 36,6	51,3	43,3 - 46,4		44,9	4	44,0 - 46,0	48,2	40,7		36,6	41,6	43,0	5,45	7	36,0 - 54,2
5	54,0 - 55,0	46,5 - 45,2	40,8 - 41,7	36,6 - 38,0	59,2	54,0 - 54,0			2	43,0 - 47,9	54,6	44,8	46,3	38,8	42,7	45,8	5,29	7	39,8 - 56,5
6	19,4 - 18,3	13,1 - 13,3	12,0 - 12,2	12,3 - 13,0	15,3	13,5 - 19,3			2	14,8 - 15,3	16,2	13,0		11,8	13,8	14,6	2,30	7	12,7 - 18,7
7	25,9 - 25,9	20,7 - 20,7	17,0 - 17,0	18,0 - 17,7	20,2	13,2 - 23,7			2	19,7 - 24,3	23,4	18,5		18,0	18,4	19,0		4	16,6 - 24,0
8	156,0 -	144,0 - 146,0		125,8 -	164,0	127,6 - 152,8			2	143,0 - 150,0	145,3	136,6	130,5	136,0	125,0	142,4	4,34	6	138,0 - 151,0
9	88,0 -	82,4 - 83,7	77,6 - 78,0	68,1 - 66,3	85,3	56,0 - 72,6			1	- 82,4	76,0	78,4		80,0	73,5	84,0		3	77,8 - 93,1
10	14,0 -	12,4 - 12,5	12,6 - 13,0	13,0 - 12,0	12,3	11,6 - 13,6			2	11,2 - 12,5	10,8	12,3		12,0	13,2	12,0		3	10,9 - 12,6

ocho agrupadas en cuatro pares (o laterales) unidas por ligamentos fibrosos. Según DIDIER (1938), estas piezas en detalle son (figs. 2.22 y 2.23).

El cuerpo del hioideo (basihioideo): una pieza transversal aplanada en sentido anteroposterior, estrecha, con un canal en su parte superior, elevada en sus extremidades que son alargadas. La parte central del cuerpo no posee prolongación lingual sino que se articula a cada lado, abajo y detrás, con los cuernos laríngeos. El urohioideo, cuerno laríngeo o tiroidiano: forma, a cada lado del basihioideo, una prolongación ancha y fuerte, cóncava en la cara superior-interna, convexa en la cara opuesta, curvada hacia delante y aplanada.

El hipohioideo, rama menor o rama lateral de los arcos laterales de suspensión: representa el elemento más pequeño, pero más robusto del aparato, es aplanado, de delante a atrás e irregularmente prismático con tres caras, sus facetas articulares están bien marcadas.

El ceratohioideo o rama media de los arcos laterales: es más largo que la rama superior, aplanada

do lateralmente, engrosado en sus dos extremos, fuertemente incurvado en forma de hoja de sable y bastante ensanchado hacia su parte media.

El estilohioideo, hueso estiloide, rama superior o gran rama del hueso estiloide: pieza cilíndrica, abultada en su extremo inferior, pero adelgazán-

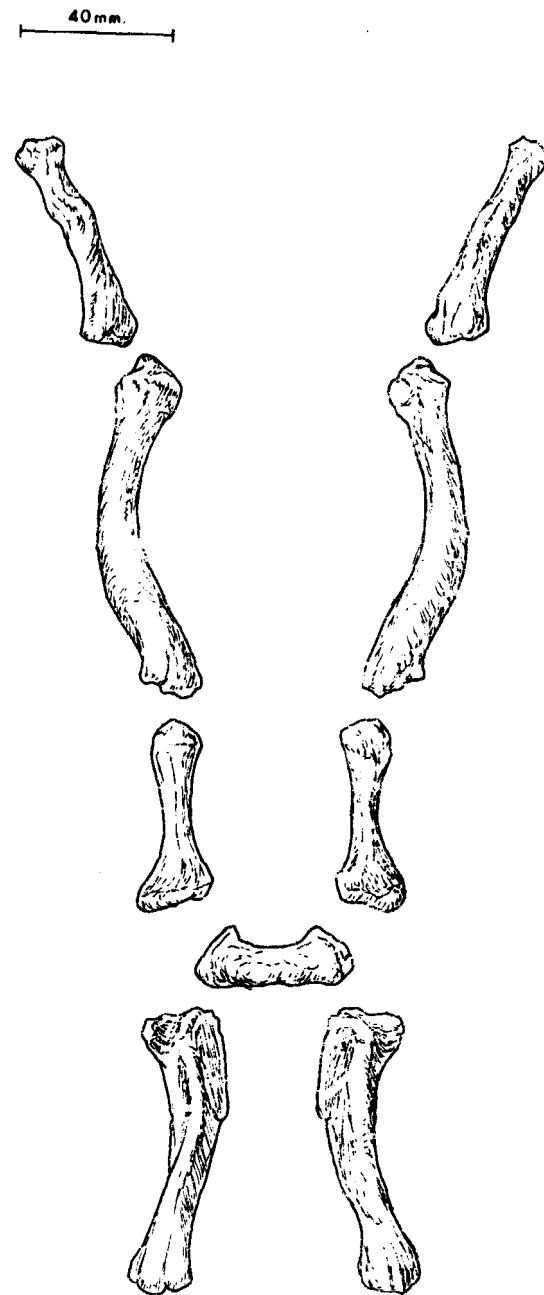


Figura 2.23.—El aparato hioideo de *Ursus spelaeus*, según DIDIER.

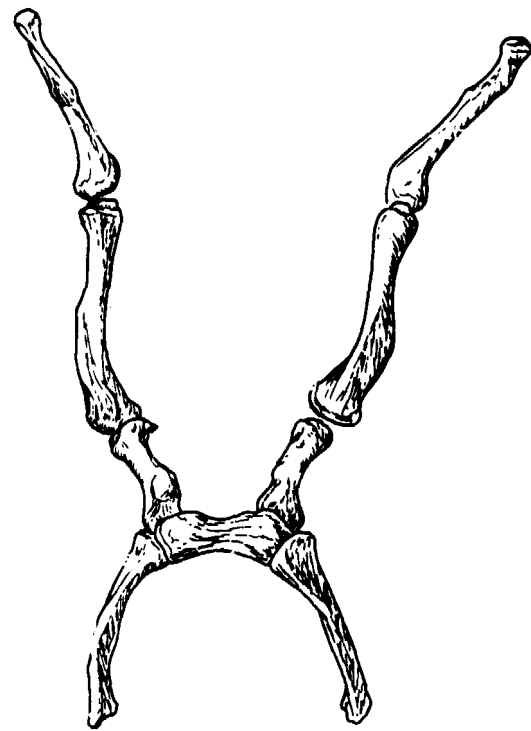


Figura 2.22.—El aparato hioideo de *Ursus arctos*, según DIDIER.

dose progresivamente hacia la extremidad superior, se incurva ligeramente mostrando una concavidad externa y es más o menos retorcido. En los osos actuales están unidos a los temporales por dos cartílagos alargados y planos.

En la tabla se citan las dimensiones de los huesos del aparato hioideo, dadas por DIDIER. Los pocos datos sobre material ibérico entran dentro de las respectivas variabilidades.

Basihioideo: 30-41 mm. 8,5-12,0 mm.
Urohioideo: 55-70 mm. 6,0-12,0 mm.
Hipoideo: 44-47 mm. 8,0-11 mm.
Ceratohioideo: 55,5-80,0 mm. 7,5-12 mm.
Estilohioideo: 55,0-65,5 mm. 8,0-9,5 mm.

2.3. Atlas (figs. 2.24, 2.25, 2.26)

Esta vértebra, cuya morfología difiere notablemente de las restantes que componen la columna vertebral, es la que se encarga de articular con el cóndilo occipital. Consta de dos zonas topográficas distintas: un cuerpo anular del que se proyectan hacia fuera y hacia atrás dos planos óseos, alas.

El anillo óseo que compone la región central del atlas consta de: dos masas óseas laterales y dos arcos, dorsal y ventral. Las masas laterales presentan dos cavidades articulares anteriores, profundamente cóncavas, más cerradas en su borde superior, destinadas a alojar los cóndilos occipitales. Las masas laterales presentan por detrás las superficies articulares posteriores, de contorno casi semicircular, muy separadas entre sí, que se pro-

yectan verticalmente hacia atrás y hacia fuera, están destinadas a articular con el axis. Esta superficie articular no recuerda excesivamente a la de otras vértebras. Entre estas superficies existe una zona suavemente deprimida, donde encaja la apófisis odontoides del axis: la fosa odontoidea del atlas.

Las masas laterales están unidas por los arcos dorsal y ventral. Si se observa en norma anterior, aparte de las cavidades articulares para el cóndilo occipital, destaca un arco dorsal fuertemente cóncavo por debajo y muy convexo por arriba, debido a la existencia de una tuberosidad dorsal bien desarrollada. El arco ventral es casi plano. Si se observa en norma posterior, se aprecia que el arco dorsal es menos curvado y mucho más fino. No existe tuberosidad y el arco ventral se curva levemente hacia abajo, mostrando en su parte más inferior un pequeño esbozo de tuberosidad ventral. Visto dorsalmente presenta un perfil en «mariposa» muy característico, destacan dos estrechas regiones con la concavidad opuesta, correspondientes a las zonas articulares posterior e inferior del cuerpo del axis. La región anterior es más estrecha y profunda que la posterior, que posee un perfil mucho más regular, semicircular. Las alas, por delante, conectan con las masas laterales, en concreto con el punto más exterior de cada cavidad articular anterior. Luego se dirigen regularmente hacia fuera y hacia atrás para, finalmente, converger con el cuerpo vertebral por fuera de cada cara articular posterior, punto en el que se observa el agujero transversal. Estas alas, que no son sino apófisis transversas modificadas, dorsalmente son cóncavas en su mitad anterior y convexas en el resto.

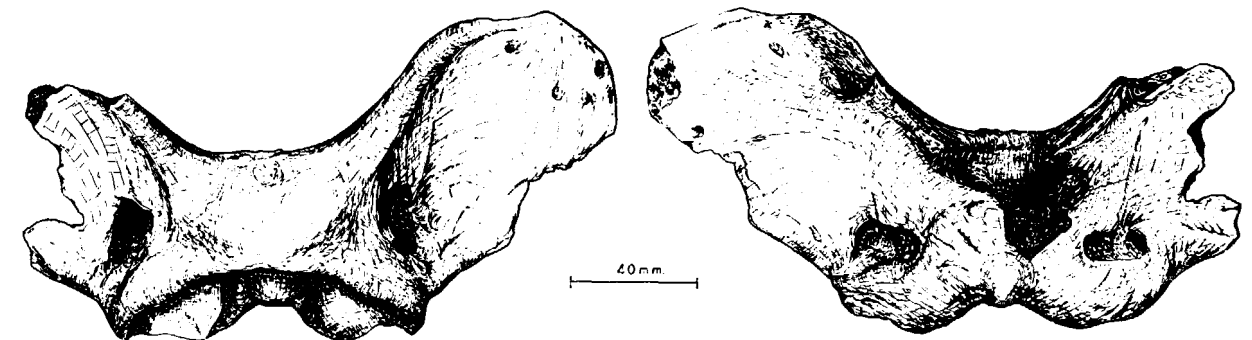


Figura 2.24.—Atlas de *Ursus spelaeus*, procedente de Arrikutz (A).

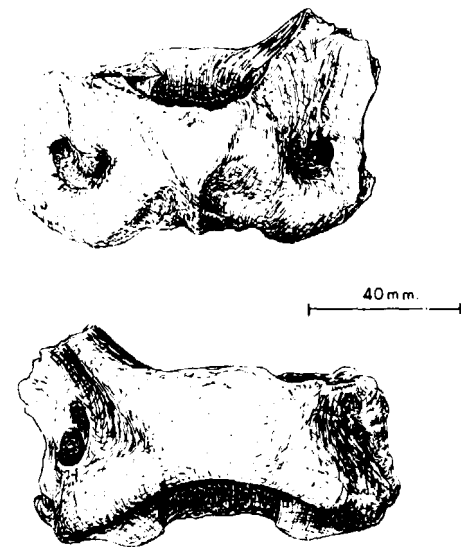


Figura 2.25.—Atlas de *Ursus deningeri*, procedente de Cueva Mayor (B).

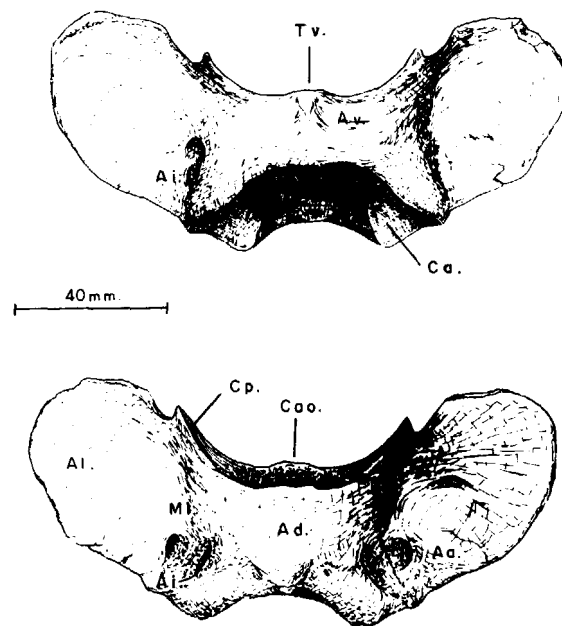


Figura 2.26.—Atlas de *Ursus arctos*, procedente de Saldarrañao (D): Al, Alas; MI, masa lateral; Ad, arco dorsal; Av, arco ventral; Ca, cavidad articular anterior; Cp, cavidad articular posterior; Cao, cara articular para la superficie odontoide del atlas; Td, tuberosidad dorsal; Aa, agujero alar; Ai, agujero intervertebral; Fa, fosa atlántica.

En el ángulo anterior muestran un agujero alar, que equivale a la escotadura alar de otros géneros. Ya en el cuerpo aparece otro agujero: el agujero intervertebral, que está conectado por medio de un canal con el agujero alar.

La cara ventral del atlas es mucho menos accidentada que la dorsal, es plana o suavemente cóncava. En las cercanías de la unión con la masa lateral aparece la fosa atlántica donde va a desembocar al agujero alar y el canal vertebral.

Se ha estudiado una colección relativamente abundante de atlas de *Ursus spelaeus*, en un estado de conservación bastante aceptable, aunque las alas con gran frecuencia están incompletas, sólo cinco atlas de *Ursus arctos*, así como dos ejemplares muy incompletos de *Ursus deningeri* de Cueva Mayor.

EHRENBERG (in ERDBRINK, 1967), encuentra un sistema muy particular para separar los atlas de *Ursus arctos* y *Ursus spelaeus* «... the centre of gravity of the atlas of the Cave bear is situated in such a manner that the vertebra, when laid down more or less in its natural position in a flat surface (i.e. on its ventral side), will invariably topple over backwards; in the Brown bear the centre of gravity is situated elsewhere, as result of which it remains lying as it was placed» se ha podido comprobar que esta regla se cumple siempre y el hecho de que el centro de gravedad del atlas del oso de las cavernas se sitúe en posición más retrasada, debe de estar relacionado con el mayor peso del cráneo.

Existen cinco características morfológicas que separan el axis de *Ursus spelaeus* del de *Ursus arctos*: la más llamativa radica en el espesor y grado de curvatura del arco dorsal, que en *Ursus spelaeus* es mucho más grueso, en parte debido al mayor desarrollo de la tuberosidad dorsal, y se levanta mucho más en relación al plano de las alas del atlas. Este levantamiento no es debido a la mayor talla de los huesos del oso de las cavernas, sino a que los flancos del arco dorsal son mucho más abruptos. Otro es la anchura de la mortaja que separa por arriba las cavidades articulares anteriores; en *Ursus spelaeus* es mucho menor, proporcional y absolutamente, que en *Ursus arctos*, fenómeno inducido probablemente por el gran desarrollo de los cóndilos del cráneo del oso de las cavernas. El tercer carácter morfológico que los separa, radica en el relieve de la cara dorsal

de las alas que está más marcado en *Ursus spelaeus* que en *Ursus arctos*. El cuarto es más variable: el canal que une el agujero alar y el agujero intervertebral es más profundo y continuo en *Ursus spelaeus* que en *Ursus arctos*, en el cual hay una zona central convexa en la que la continuidad del canal se pierde un poco.

Existe otro carácter, que se pone de manifiesto al estudiar el conjunto atlas-axis: las cavidades articulares posteriores del atlas de *Ursus spelaeus* son algo menos cóncavas que las de *Ursus arctos*, además poseen un mayor desarrollo vertical, y se orientan en forma distinta: en *Ursus arctos* se sitúan prácticamente en un plano vertical, en *Ursus spelaeus* lo hacen sobre un plano oblicuo, que se inclina de abajo a arriba y de dentro a fuera. De forma que si se observa desde arriba un atlas de oso pardo, sólo se aprecia la arista superior que limita cada cavidad articular posterior. Por el contrario, si se observa un atlas de oso de las cavernas en idéntica posición, se aprecia también la arista inferior que limita esta cavidad articular.

Los fragmentos de atlas de *Ursus deningeri* son tan pequeños que sólo permiten afirmar que morfológicamente se acercan más al de *Ursus spelaeus*: arco dorsal abultado y abrupto y canal profundo entre los agujeros alar e intervertebral.

Sobre el atlas se tomaron las siguientes medidas: (1) Anchura máxima entre los puntos más extremos de las alas; (2) Longitud anteroposterior máxima de la vértebra; (3) Longitud del arco dorsal; (4) Anchura máxima de las superficies articulares posteriores; (5) Diámetro dorsoventral del cuerpo del atlas.

Los datos de las tablas de medidas, tabla 2.5 (U.d.), tabla 2.6 (U.s.), tabla 2.7 (U.a.), reflejan que

Muestra total	
n = 2	
1	
2	
3	30,0 - 31,0
4	
5	53,5 - 56,3

TABLA 2.5.—Medidas del atlas de *Ursus deningeri*.

Muestra total				
	μ	σ	N	$V_1 - V_5$
1			1	— 223,0
2			1	— 78,6
3	32,1	3,99	23	22,4 - 39,6
4	79,7	6,44	12	69,1 - 89,6
5	66,8	6,67	23	53,3 - 75,0

TABLA 2.6.—Medidas del atlas de *Ursus spelaeus*.

Muestra total				
	μ	σ	N	$V_1 - V_5$
1			2	135,5 - 144,5
2			2	58,0 - 62,4
3	33,0	4,68	5	26,5 - 38,2
4	62,9	5,00	5	57,0 - 68,0
5	46,5	4,83	5	40,6 - 52,8

TABLA 2.7.—Medidas del atlas de *Ursus arctos*.

existe una diferencia métrica notable entre los atlas de *Ursus spelaeus* y *Ursus arctos*, los de la primera especie son mayores. Esta diferencia métrica se anula en la medida correspondiente a la longitud del arco dorsal (3) que es prácticamente equivalente en las dos especies. Las pocas medidas del atlas de *Ursus deningeri*, no permiten llegar a ninguna conclusión.

Se aprecia (fig. 2.27) que existe una clara separación entre las nubes de puntos que representan la relación existente entre la longitud del arco dorsal y el diámetro dorsoventral del atlas. Solamente se ha calculado la línea de regresión para *Ursus spelaeus* con un valor elevado del coeficiente (.86). Se observa como el atlas de oso pardo es, proporcionalmente, mucho más aplanado en sentido dorsoventral. Las dos vértebras de *Ursus deningeri* de C. Mayor, se sitúan en una posición intermedia.

2.4. Axis (figs. 2.28, 2.29, 2.30)

El axis es una vértebra que destaca netamente por su morfología singular y por su gran tamaño, es la más larga. Consta de un cuerpo y tres apófisis. El cuerpo, aplanado dorsoventralmente, en su extremidad anterior muestra la apófisis odontoides, con una cara ventral, convexa, que encaja con la cara articular del arco ventral del axis. Coalesciendo con la cara ventral de la apófisis odontoides, se encuentran las apófisis articulares anteriores, que encajan con las caras articulares posteriores del atlas. Poseen una morfología característica, puesto que tienen una forma condílea, siendo oblicuas y regularmente convexas. Inmediatamente tras las apófisis articulares anteriores, aparece un agujero intervertebral, también situado

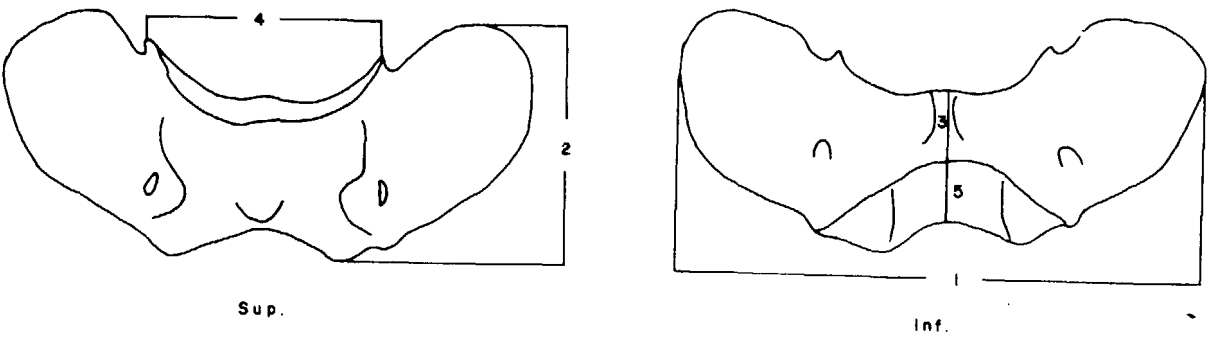
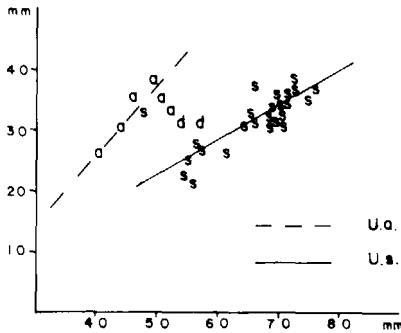


Figura 2.27.—Representación bivariada: longitud del arco dorsal del atlas (3) (Y), en función del diámetro dorso-ventral (5) (X); a.—*Ursus arctos*, s.—*Ursus spelaeus*.



	LB	P	D		Muestra total				
	n=1	n=1	n=3		μ	σ	N	V _i - V _s	
1	64,3	86,5	87,8	92ca	82,1	10,85	5	64,3 - 92,0	
2	63,0	82ca	73,3	79,6	71,7	7,45	5	63,0 - 82a	
3	53,2	63,2	62,8	64,4	59,3	4,54	5	53,2 - 63,2	
4	33,4		40,5	40,6	39,5ca	38,5	4	33,4 - 40,6	

TABLA 2.8.—Medidas del axis de *Ursus arctos*.

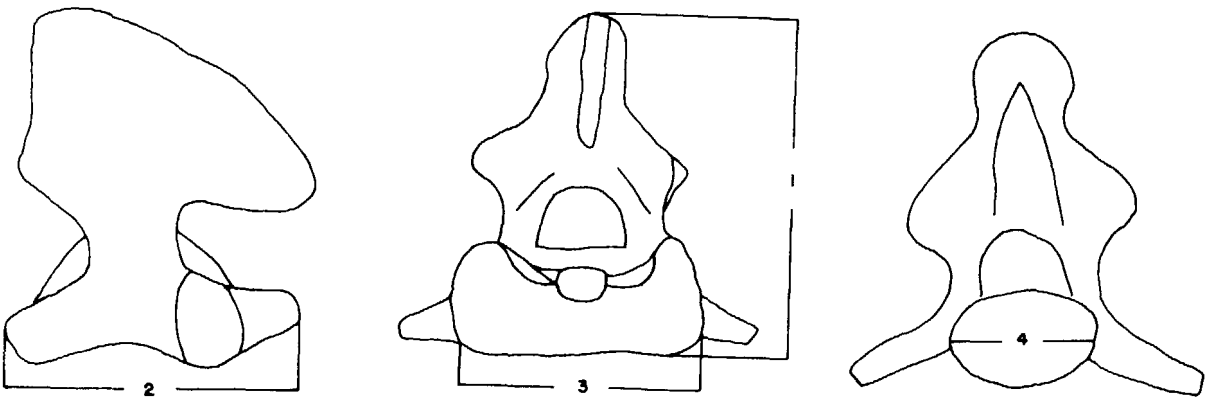


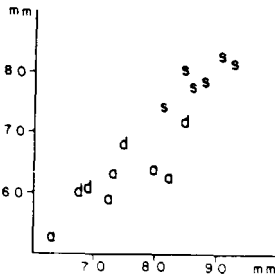
Figura 2.31.—Representación bivariada: anchura de la apófisis articular anterior del axis (3) (Y) en función de la longitud del cuerpo vertebral (2) (X); a.—*Ursus arctos*, s.—*Ursus spelaeus*, d.—*Ursus deningeri*.

	B			
	μ	σ	N	V _i - V _s
1	74ca	—	4	68ca - 85ca
2	65,0	—	4	60ca - 72ca

TABLA 2.9.—Medidas del axis de *Ursus spelaeus*.

	Muestra total			
	μ	σ	N	V _i - V _s
1			3	109,5 - 110,3
2	88,4	5,42	7	80,8 - 96,6
3	79,7	5,78	8	72,5 - 90,0
4	47,5	2,92	6	43,3 - 52,0

TABLA 2.10.—Medidas del axis de *Ursus deningeri*.



en la base anterior de la apófisis transversal, que es sencilla, puntiaguda, dirigida hacia atrás y hacia fuera. La cara ventral del cuerpo es bastante ancha, dividida en dos por una cresta central, gruesa, rugosa y roma, que hacia la mitad de su recorrido se trifurca, apareciendo dos aristas delgadas que se dirigen hacia atrás y hacia fuera.

La apófisis espinosa es delgada, su borde libre superior, es ancho, rugoso, más angosto delante que detrás. Las caras laterales de la apófisis espinosa son extensas, cóncavas y algo rugosas. Por delante es muy aguda prolongándose por encima del arco superior del atlas, delimitando un arco vertebral fuertemente cóncavo. Por detrás, desde la apófisis espinosa, bajan dos delgadas aristas que conectan con la apófisis articular posterior, de morfología similar a la que presentan las otras vértebras cervicales.

Además de la mayor robustez del axis de *Ursus spelaeus*, no aparecen muchas diferencias entre las diversas especies. Esto se debe principalmente a la gran cantidad de morfologías individuales, por ejemplo la apófisis odontoides en huesos del mismo tamaño y especie, pueden ser de diverso tamaño. Aunque puede afirmarse que en *Ursus spelaeus* y en los pocos fragmentos de axis de *Ursus deningeri* de C. Mayor, la apófisis odontoides es más gruesa y de terminación más roma que en *Ursus arctos*. La forma y orientación del borde libre de la apófisis espinosa también varía intraespecíficamente: a veces este borde descende en toda su longitud, en forma regular, hasta su vértice anterior. En otras ocasiones cae bruscamente hacia abajo en las cercanías del vértice anterior.

Una diferencia importante se localiza en la forma, orientación y tamaño de las apófisis articulares anteriores: en *Ursus arctos*, son dos superficies elipsoidales, suave y regularmente convexas, con su vértice superior redondeado y bien definido, que se dirige oblicuamente hacia fuera y hacia atrás. En *Ursus spelaeus* esta superficie es mucho mayor. Vista frontalmente posee una morfología triangular curva con un vértice superior agudo, algo menos convexa que en *Ursus arctos*, pero lo más significativo es que se proyecta más marcadamente hacia fuera.

En la apófisis espinosa del axis se detectan varias características que separan las morfologías de esta vértebra de *Ursus arctos* y de *Ursus spelaeus*: la más llamativa radica en su posición relativa y

orientación: en el oso pardo su extremo anterior se alinea en la vertical con el de la apófisis odontoides. En el oso de las cavernas, el extremo anterior de la apófisis espinosa aparece en una posición netamente más retrasada. En el axis del oso pardo el punto más posterior de la apófisis espinosa se proyecta en una posición algo más retrasada que la superficie articular para la tercera vértebra cervical. En el oso de las cavernas este punto se retrasa netamente más, de forma que la distancia comprendida entre la superficie articular para la tercera vértebra cervical y la proyección vertical del extremo posterior de la apófisis espinosa casi iguala a la longitud del cuerpo del axis. En definitiva, parece que toda la zona del arco y apófisis espinosa se ha inclinado hacia atrás lo que explica ciertas morfologías: escotadura anterior mucho más corta que en el axis del oso pardo y borde superior de la apófisis espinosa más inclinado. Esta modificación estructural del axis tiene como objetivo inmediato hacer participar con mayor efectividad a la tercera vértebra cervical, en el sostén del cráneo voluminoso y pesado del oso de las cavernas.

El gran tamaño del atlas de *Ursus spelaeus* origina una interesante respuesta morfológica en el axis: la escotadura anterior del axis es más alta que en *Ursus arctos*, además en el vértice anterior de la apófisis espinosa, se desarrolla una ancha zona articular triangular que lo bisela, destinada a apoyarse en la protuberancia dorsal del atlas. En el axis del oso pardo esta zona es mucho menos extensa y ocupa una posición netamente ventral en el extremo anterior de la apófisis espinosa.

Los ejemplares, bastante incompletos, de *Ursus deningeri* de Cueva Mayor, muestran una morfología intermedia entre la observada en el axis de *Ursus arctos* y en el de *Ursus spelaeus*, aunque se aproxima más a este último.

Sobre el axis se tomaron las siguientes medidas: (1) Altura total de la vértebra; (2) Longitud de la vértebra entre el extremo de la opófisis odontoides y la superficie articular posterior; (3) Anchura máxima sobre las apófisis articulares anteriores y (4) Diámetro transversal de la superficie articular posterior. Los datos de estas medidas aparecen en: tabla 2.10 (U.d.), tabla 2.9 (U.s.), tabla 2.8 (U.a.), se han unificado las medidas de yacimientos de la misma especie.

Como se han podido medir pocos ejemplares,

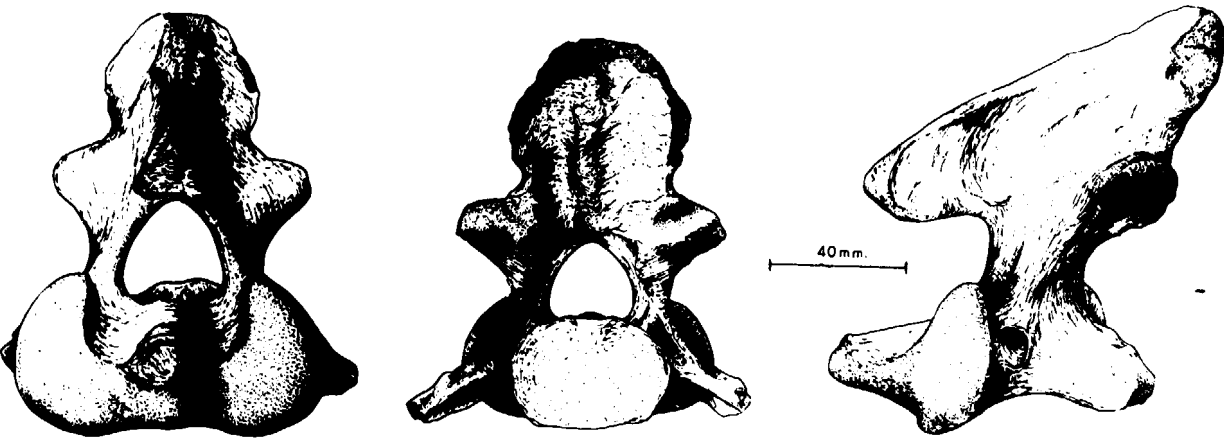


Figura 2.28.—Axis de *Ursus spelaeus*, procedente de la Cueva del Reguerillo (T).

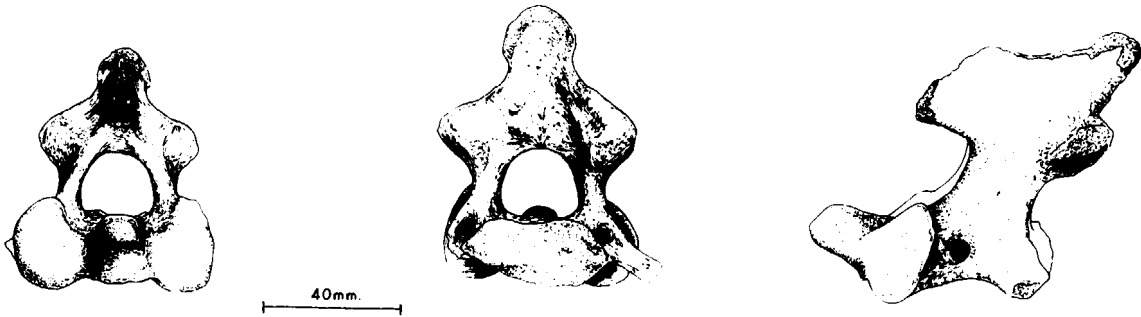


Figura 2.29.—Atlas de *Ursus deningeri*, procedente de Cueva Mayor (B).

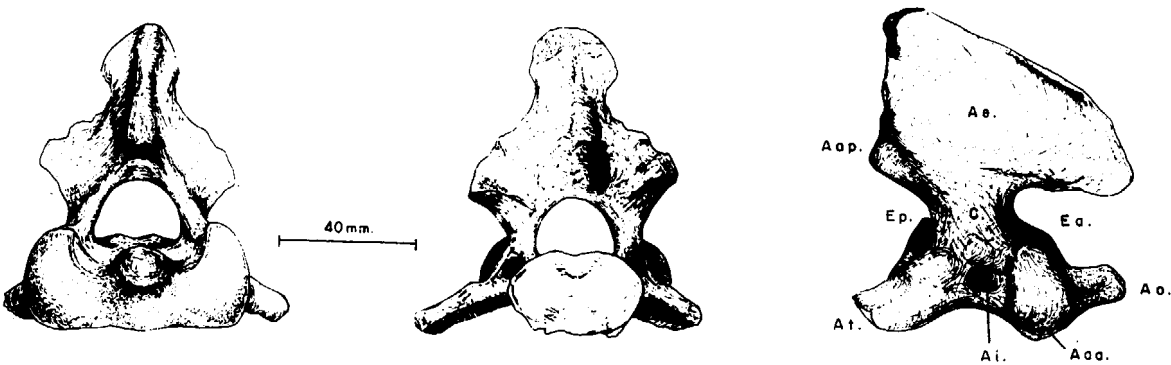


Figura 2.30.—Axis de *Ursus arctos*, procedente de la Sima de la Cuña (P): Ao, apófisis odontoides; Aap, apófisis articular posterior; Aaa, apófisis articular anterior; Ae, apófisis espinosa; At, apófisis transversa; C, cuerpo; Ep, escotadura posterior; Ea, escotadura anterior; Ai, agujero intervertebral.

los datos no poseen ningún tipo de fiabilidad estadística, no obstante, se aprecia que el axis del oso de las cavernas alcanza tamaños mayores que el de *Ursus arctos*. Ya se hizo hincapié en párrafos anteriores en la existencia de una mayor oblicuidad de las apófisis articulares anteriores del axis del oso de las cavernas; esto, unido a su mayor tamaño, origina que la anchura sobre esta zona (3) sea relativamente mayor que la que posee el axis del oso pardo. Esto se aprecia claramente en la figura, donde se ha llevado la anchura máxima sobre las apófisis articulares anteriores (3) en relación a la longitud máxima de la vértebra (2). Es evidente que, aunque en algún caso hay un solapamiento entre las longitudes del axis de las dos especies, la anchura es proporcionalmente mayor en *Ursus spelaeus*. También se han añadido algunos puntos, que representan estas medidas en el axis de *Ursus deningeri* de Cueva Mayor. Debido al estado de conservación, estas medidas son sólo aproximadas, pero indican que la robustez del axis de esta especie es intermedia.

BIBLIOGRAFIA

COUTURIER, J. (1953): *L'Ours brun*, Grenoble.

CRUSAFONT, M., y TRUYOLS, J. (1956): *Aplicación del método de coordenadas deformadas al estudio del desgaste dentario*. Est. Geol. IX, 18:225-256.

CRUSAFONT, M., y TRUYOLS, J. (1957): *Estudios masterométricos en la evolución de los físpidos*. Bol. Inst. Geol. Min. de Esp., LXVIII.

DIDIER (1938): *L'appareil hioïdien de l'ours des cavernes*. Mammalia, 2 (4):175-181.

ERDBRINK, D. P. (1953): *A review of the fossil and recent bears of the Old World with remarks on their phylogenese based upon their dentition*. Jan de Lange Eds., 2 vols., 597 pp.

FRIANT, M. (1952): *L'ours des cavernes*, *Ursus spelaeus* ROS., *Principaux caracteres anatomiques de sa mandibule*. Sond. Mitt. Natur. Gesell. in Wien, Bd. 17: 27-36.

TORRES, T. (1978): *Estudio comparativo de las mandíbulas de Ursus spelaeus ROS.-HEIN, Ursus deningeri V. REICH, y Ursus arctos LIN.* Bol. Inst. Geol. y Min. de Esp., LXXXIX-III:203-222.

TORRES, T. (1984): *Ursidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral ETSIM.

Recibido: Octubre 1987.